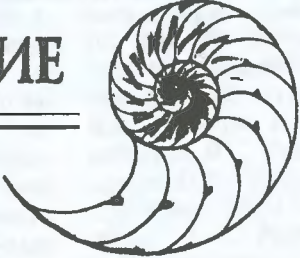


А.В. Яблоков
А.Г. Юсуфов

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ



Допущено Министерством образования и науки
Российской Федерации в качестве учебника
для студентов биологического направления
и биологических специальностей
высших учебных заведений

Издание шестое, исправленное

Москва
«Высшая школа»
2006



УДК 575
ББК 28.080
Я 14

Рецензент —
чл.-кор. РАН, профессор
Э.В. Ивантер (зав. кафедрой зоологии
и экологии Петрозаводского государственного университета)

Яблоков А.В.
Я 14 Эволюционное учение: Учеб. для биол. спец. вузов / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. — 6-е изд., испр. — М.: Высш. шк., 2006. — 310 с.: ил.

ISBN 5-06-004584-6

В учебнике определяются предмет и задачи теории эволюции, описываются развитие эволюционных идей, доказательства и методы изучения эволюции органической природы, рассматриваются единица, материал, факторы эволюции, возникновение приспособлений, проблема вида и видообразования. Приводится материал по проблеме происхождения человека.

В настоящее издание включены самые последние данные по эволюции жизни на Земле (в том числе о самых ранних, предбиологических этапах, возможных путях возникновения генетического кода и других существенных признаков живого), новейшие данные о происхождении человека.

Для студентов биологических направлений и специальностей вузов.

УДК 575
ББК 28.080

ISBN 5-06-004584-6

© ФГУП «Издательство «Высшая школа», 2006

Оригинал-макет данного издания является собственностью издательства «Высшая школа», и его репродуцирование (воспроизведение) любым способом без согласия издательства запрещено.

Предисловие

При подготовке первого издания настоящего учебника, который вышел в 1976 г., перед авторами встала задача написания краткого курса эволюционного учения для студентов университетов, учитывающего как классические направления в развитии теории эволюции, так и те достижения в области генетики, молекулярной биологии, экологии и других науках, которые дополняют и развивают классический дарвинизм. Решение этой задачи исключало возможность подробного изложения материала по всем разделам теории эволюции. Более глубокое знакомство с теорией эволюции может быть достигнуто путем самостоятельной работы над специальной литературой, краткий список которой прилагается в конце книги.

Авторы исходили из необходимости изложения главных проблем современного эволюционного учения с указанием и на нерешенные вопросы. Поэтому мы надеемся, что эта книга окажется полезной не только студентам, но и широкому кругу специалистов, интересующихся проблемами органической эволюции.

В работе над книгой авторы пользовались советами профессоров К.М. Завадского, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Я.Я. Рогинского, академиков Д.К. Беляева, Г.А. Захарина, Л.П. Татарина, А.Л. Тахтаджяна, К.Л. Паавера, Ю.П. Алтухова, Э.И. Воробьевой, Д.С. Павлова, членов-корреспондентов В.М. Захарова, Ю.И. Полянского, Э.В. Ивантера, Д.А. Криволицкого, профессоров С.В. Мейена, Ю.И. Новоженова, Н.Н. Воронцова, Н.И. Лариной, В.А. Межжерина, Н.Н. Иорданского, В.И. Глазко, В.Н. Сойфера, а также Я.М. Галла, Л.И. Боркина, Л.А. Вострикова, А.С. Раутиана, П.М. Рафеса, Э.И. Колчинского, Г.В. Артемьева, Я.И. Старобогатова, Б.А. Трофимова. В подготовке предыдущих изданий большую роль сыграли конструктивные рецензии проф. А.С. Северцова, доктора биологических наук Б.М. Медникова и академика С.М. Гершензона.

Всем лицам, критикой, советами и консультациями оказавшим помощь в подготовке учебника, авторы выражают благодарность и признательность.

Авторы

Введение

Термин «эволюция»¹ широко применяется в различных областях науки. Говорят об эволюции атомов, галактик, Земли, машин, общества, методов познания и т. д., подразумевая под этим последовательные изменения исходного состояния во времени, ведущие к возникновению чего-то нового.

Основные черты биологической эволюции. Биологическая эволюция существенно отличается от других «эволюций». В ее основе лежат уникальные процессы самовоспроизведения макромолекул и живых организмов, таящие в себе (как показывает история развития жизни на Земле) почти неограниченные возможности преобразования живых систем в ряду поколений.

Биологическая эволюция многообразна по процессам и результатам. *Биологическая эволюция — необратимое и в известной степени направленное историческое развитие живой природы, сопровождающееся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, образованием и вымиранием видов, преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом.* Результатом биологической эволюции всегда является соответствие развивающейся живой системы условиям ее существования. Достижение этого соответствия сопряжено с преимущественным распространением одних и гибелью других дискретных биологических систем.

Дарвинизм как наука. Изучению эволюционного процесса в современной науке уделяется большое внимание, и этим занимаются все биологические дисциплины. Основываясь на данных специальных дисцип-

лин, эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни, впервые в общей форме вскрытые Ч. Дарвином.

Лавинообразное накопление фактов в традиционных и особенно в новых областях естествознания значительно расширило содержание классического дарвинизма, изменило соотношение отдельных разделов эволюционного учения. Поскольку основу современного эволюционного учения составляет теория Ч. Дарвина (представление о ведущей роли естественного отбора как главного и единственно направленного эволюционного фактора), излагаемое в этом курсе современное эволюционное учение может с полным правом по-прежнему называться *дарвинизмом*.

Цель эволюционного учения — выявление закономерностей развития органического мира для последующего управления этим процессом.

Человечество в настоящее время озабочено грандиозными изменениями, происходящими в биосфере под влиянием антропогенных факторов. За короткий срок из-за недостаточного знания закономерностей эволюции биосферы, неразумного вмешательства человека в развитие природных систем произошли тяжелые последствия — нарушение природного равновесия в ряде районов планеты. Подобные последствия будут и еще более опасными в будущем при отсутствии научно обоснованных рекомендаций и организации отношения человека с биосферой. Научная разработка таких рекомендаций невозможна без изучения особенностей эволюции биосферы в прошлом и без знания законов развития отдельных видов и целых сообществ в настоящем и будущем.

¹ Слово «эволюция» (от лат. *evolutio* — развертывание) впервые было использовано в биологии швейцарским натуралистом Ш. Бонне в эмбриологической работе в 1762 г.

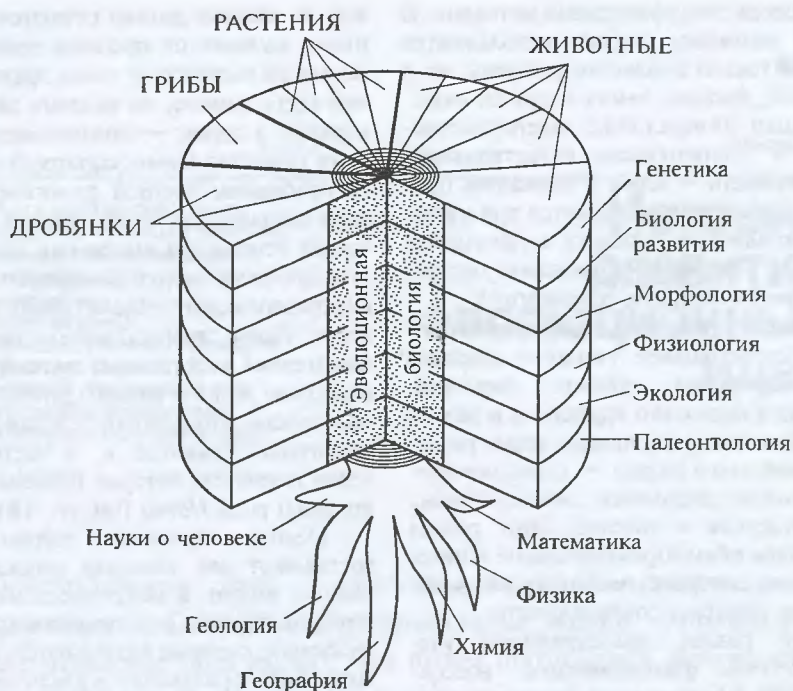


Схема взаимоотношения основных биологических дисциплин, изучающих разные царства живого, с эволюционной биологией и соседними дисциплинами

Место дарвинизма в системе биологических наук. Не вызывает сомнения, что эволюционный подход к изучению живой природы стал методологической основой биологии в целом. Конкретный фактический материал, накапливаемый в разных разделах биологии, требует осмысливания с эволюционных позиций. Любые теории и гипотезы в биологии приобретают логическое завершение только тогда, когда они удовлетворяют эволюционному принципу.

Объективная тенденция усиления дифференциации биологии создает реальную опасность разобщения разных биологических дисциплин, ослабления связей между ними. Эволюционное учение и оказывается той главной силой, которая противостоит дроблению биологии и дает возможность широкого использования теоретических достижений каждой из дисциплин в соседних, подчас весьма далеких. Поэтому можно сказать, что эволюционное учение занимает центральное место в огромном и многообразном здании современной био-

логии, является в определенном смысле ее методологическим содержанием. Эволюционный подход стал основой мировоззрения современной биологии. Он позволяет рассматривать живую природу в динамике, во взаимосвязи ее элементов и в связи с абиотической средой.

Эволюционный подход важен во всех без исключения областях биологии: *описание* отдельных групп фактов возможно и вне эволюционной интерпретации, но *естественнонаучное объяснение любых фактов в биологии вне эволюционного подхода оказывается невозможным*.

Методы изучения эволюции. Процесс эволюции настолько сложен и разнообразен по механизмам и результатам, что его невозможно изучить с достаточной полнотой, применяя какой-либо один метод исследования. Для этой цели используют комплекс общих и частных методов (см. гл. 6). По-видимому, нет ни одной биологической дисциплины, не внесшей чего-то нового в выявление особенностей протекания эволюцион-

ного процесса специфическими методами. В изучении эволюции широко используются методы не только биологических наук, но и математики, физики, химии и других наук.

Принцип *актуализма*, восторжествовавший в современном естествознании («современность — ключ к познанию прошлого»), органически сочетается при изучении эволюционного процесса с принципом *историзма* («ключом к изучению настоящего является познание прошлого»).

Основные разделы эволюционного учения. Эволюционное учение — широкая междисциплинарная область биологии, включающая несколько крупных и в разной степени развитых в настоящее время разделов. Первый такой раздел — *история возникновения и развития эволюционных идей*, концепций и гипотез. Этот раздел имеет важное общеобразовательное и методологическое значение, поскольку без истории нельзя понять и современность.

Другой раздел эволюционного учения — *частная филогенетика*, воссоздающая пути исторического развития каждой группы живых организмов. В совокупности эти пути развития групп составляют *филогенетическое древо жизни*. Несмотря на огромные достижения в этой области,

многие важные детали остаются еще неизвестными, начиная от проблем происхождения жизни до частного, с точки зрения филогении всего живого, но важного для развития материи в целом — возникновения мыслящего существа *Homo sapiens*. В нашем курсе проблемам частной филогенетики отведено подчиненное место; это как бы фактическая основа для выяснения закономерностей процесса эволюции крупного масштаба (макроэволюции), основа *общей филогенетики*. Более глубокое знакомство с частной филогенией всех главных групп древа жизни возможно лишь в рамках других, специальных курсов. Исключение сделано лишь для филогении приматов и, в частности, той ветви приматов, которая привела к возникновению рода *Homo* (см. гл. 18).

Основу современной теории эволюции составляют два больших раздела, посвященных *микро- и макроэволюции*. Это две стороны единого и непрерывного процесса эволюции, которые разделяются, однако, по грани видообразования и различиям в методических подходах к их изучению. Теоретические разработки в этих областях составляют фундамент современной эволюционной теории.

История развития эволюционных идей

“Хотя многое еще темно
и надолго останется темным,
я нимало не сомневаюсь,
что воззрение,
до недавнего времени
разделявшееся
большинством натуралистов
и бывшее также и моим,
а именно, что каждый вид
был создан независимо
от остальных, — ошибочно.”

Ч. Дарвин

Эволюционные идеи – представления об историческом развитии наблюдаемого разнообразия жизни – возникали еще тысячелетия назад. Все более обогащаясь фактами с прогрессом естествознания, они привели в конце XVIII в. к формированию эволюционного учения. Вскрытие Ч. Дарвином механизма естественного отбора выделило в эволюционном учении теорию эволюции. Для понимания современного состояния и проблем эволюционного учения необходимо знание основных исторических этапов формирования эволюционизма. Таких этапов, по существу, лишь два – додарвиновский (гл. 1) и дарвиновский (гл. 3). В додарвиновском этапе в качестве подраздела можно выделить период, связанный с формированием Ж.Б. Ламарком первого эволюционного учения (гл. 2).

Представления о развитии живой природы в додарвиновском периоде

Рассмотрим развитие эволюционных знаний в этом огромном по времени периоде по следующим основным этапам: Древний мир, Средневековье, эпоха Возрождения, XVIII в. и первая половина XIX в.

1.1. Эволюционные идеи в древности. Средневековье и эпоха Возрождения

Идеи единства и развития природы в Древнем мире. Идея развития живой природы прослеживается в трудах древних материалистов Индии, Китая, Месопотамии, Египта, Греции. Еще в середине II тысячелетия до н. э. в «Ригведе» (Индия) выдвигалась идея развития материального мира (в том числе и органического) из «праматерии». В «Аюрведе» (I тысячелетие до н. э.) утверждается, что человек произошел от обезьян, живших около 18 млн лет назад (при переводе на современное летосчисление) на материке, объединявшем Индостан и Юго-Восточную Азию. По этим представлениям, примерно 4 млн лет назад предки современных людей перешли к коллективному добыванию пищи, а современный человек появился менее 1 млн лет назад.

Колоссальными были знания древних в области искусственного отбора и медицины. В XI—V тыс. до н. э. (т. е. 7—11 тыс. лет назад) в Средиземноморье, Передней и Центральной Азии, Месопотамии, Египте, Индии и Китае уже были выведены многие современные домашние животные (в т. ч. собака, овца, коза, свинья, кошка, буйвол, бык, осел, лошадь, зебу, верблюды, тутовый шелкопряд и лаковый червец) и множество культурных растений (рис, пшеница, яч-

мень, просо, чечевица, сорго, горох, вика, лен, хлопчатник, кунжут, дыня, виноград, финиковая пальма, оливковое дерево и др.). Более 3 тыс. лет назад в Индии была открыта прививка оспы (в Европе — только в 1788 году!), тогда же уже делали сложные хирургические операции (кесарево сечение, удаление катаракты, почечных и желчных камней и т. д.) и знали основные черты эмбрионального развития человека. Зубопротезирование, ампутация конечностей и трепанация черепа были известны еще в конце неолита, до возникновения основных центров древней цивилизации.

В Китае за 2 тыс. лет до н. э. существовал искусственный отбор для выведения различных пород крупного рогатого скота, лошадей, рыб, шелкопряда и декоративных растений. Неудивительно, что в конце I тысячелетия до н. э. там уже были распространены учения о возможности превращения одних живых существ в другие. Много сделали для подготовки эволюционного учения древние философы Античной Греции. Анаксимандр Милетский в труде «О природе» (около 540 г. до н. э.) писал, что животные возникли в воде, а потом защищенные твердыми покровами от высыхания освоили сушу. Человек, по его мнению, произошел от животных, первоначально подобных рыбе. Гераклит Эфесский (VI в. до н. э.) считал, что все живые существа, и человек в том числе, развились естественным путем из первичной материи. В спорах с философами-идеалистами греческие материалисты V—IV вв. до н. э. ставят проблему развития высшего разумного существа путем сочетания простых, более примитивных состояний материи. Сохраняющиеся единицы, размножаясь, дают начало новым удачным сочета-

ниями. У «великана мысли» Аристотеля (IV в. до н. э.) встречаются высказывания о развитии живой природы, основанные на знании общего плана строения высших животных, гомологии и корреляции органов. Аристотель, видимо, одним из первых высказал предположение о существовании переходных форм между животными и растениями. Его фундаментальные произведения «О частях животных», «Истории животных», «О возникновении животных» оказали большое влияние на последующее развитие биологии.

Таким образом, уже в глубокой древности, несколько тысяч лет назад независимо в Месопотамии, Средиземноморье, Индостане и Китае возникли религиозно-философские идеи *трансформизма* — превращения одного существа в другое; *креационизма* (от creatio — сотворение) — божественных актов творения; а на основе практики сельского хозяйства возникли глубокие практические знания методов создания новых пород. К началу новой эры в центрах цивилизации были описаны тысячи видов животных и растений.

Обобщая, можно сказать, что в древности была достаточно глубоко разработана идея единства всей природы. Ярким выражением такого подхода стала знаменитая «лестница существ» Аристотеля, начинающаяся минералами и кончающаяся человеком. Однако идея лестницы существ была далека от идеи развития: высшие ступени не воспринимались как продукт развития низших ступеней. Метафизический, отвлеченно-умозрительный характер взглядов древних мыслителей не позволил объединить идею единства природы с идеей развития природы от простого к сложному.

Древний Рим. Среди многих блестящих мыслителей этого периода выделяется Лукреций Кар, автор фундаментального труда из многих глав «О природе вещей» (I век до н. э.), в котором есть мысли и о развитии вселенной, возникновении человека, развитии животного и растительного мира. В I веке н. э. Плиний Старший опубликовал 37 томов «Естественной истории» — первую энциклопедию природы и хозяйства человека. Работы гения античной медицины Галена (II век н. э.) содержали детальнейшее описание внутреннего строения многих

видов млекопитающих, в том числе обезьян и человека.

Средневековье. После почти двухтысячелетнего развития знаний в Древнем мире — Китае, Индии, Египте, Греции, Риме — в Европе с VI по XIV в. наступает мрачное Средневековье, «темная ночь для естествознания». Людей сжигали на кострах не только за высказывание идеи развития природы, но и за чтение книг древних философов. Насильственное внедрение веры в науку превращает последнюю в придаток религии.

На существование мира христианским учением отводилось около 6 тыс. лет; столетиями сохраняется мнение о том, что за 4004 года до н. э. мир был создан Господом Богом. Изучение природы было фактически запрещено; сотни талантливых ученых, тысячи древних книг были уничтожены за это время. Только в Испании на кострах за столетия инквизиции было сожжено около 35 тыс. человек и более 300 тыс. подвергнуты пыткам.

Неудивительно, что в такой обстановке естественнонаучные знания накапливались крайне медленно. В трактовке явлений органического мира господствовали взгляды различных схоластических школ. Допускались и взаимное превращение разных видов, возможность самозарождения даже млекопитающих (например, мышей из тряпок), книги были наполнены описаниями фантастических животных (рис. 1.1).

Однако и в Средневековье звучали призывы к объективному изучению природы. Так, немецкий монах Альберт Большштедский (1206—1280) публикует многотомную энциклопедию со специальными разделами, посвященными растениям и животным. Опираясь на данные Аристотеля, Плиния, Галена, он дает основы классификации, описывает поведение животных. Другими крупными сводками средневековых знаний о живой природе были многотомное «Зеркало природы» Венсена де Бове (XIII в.), «Поучение Владимира Мономаха» (XI в.), ходившие в списках на Руси, «О поучениях и сходствах вещей» доминиканского монаха Иоанна Сиеннского (начало XIV в.). В сочинениях Средневековья растения или животные часто интересуют авторов не сами по



Р и с. 1.1. Распространенные в средние века фантастические представления о животных:
 А — семиголовая гидра (XII в.); Б — гарпия (1250 г.); В — морской черт (1598 г.) (по данным разных авторов)

себе, а как символы, обозначающие и выражающие идею творца.

На более высоком уровне находились культура и образование в средневековом арабском мире X—XII вв. В Европе очагом исламской культуры стала Кордова (Испания). Сочинения Ибн-Рощда (Аверроэс, 1126—1198) и особенно «Канон медицины» Ибн-Сины (Авиценна, 980—1037) содержат не только комментарии античных авторов, но и оригинальные мысли в области изучения животных и растений, самого человека.

Выдающийся английский мыслитель XIII в. Роджер Бэкон (1214—1292) выступил против схоластики и веры в авторитеты, против невежества. Не авторитеты, а опыт и наблюдения являются истинными мерила-

ми подлинного научного знания, утверждал он. Бэкон был брошен в монастырскую тюрьму, его труды были изданы лишь столетия спустя.

Биология в эпоху Возрождения. С наступлением эпохи Возрождения в Европе вновь получают распространение сочинения античных натуралистов (Аристотеля, Плиния, Платона, Теофраста и др.). В результате развития торговли и мореплавания быстро растут знания о многообразии органического мира, проводится инвентаризация флоры и фауны.

К середине XV в. в Европе благодаря разложению феодализма и зарождению капиталистических отношений создаются благоприятные условия для развития естествознания. Современная история естествозна-

ния и начинается, по существу, со второй половины XV в. — с начала эпохи Возрождения, ставшей великим поворотом в развитии человеческой мысли.

Крупнейший английский философ Ф. Бэкон (1561—1626), обосновав индуктивный метод, закладывает основы экспериментального, опытного подхода в научных исследованиях. Только опыт и наблюдения являются надежными источниками подлинного знания, и от этого знания «зависит благосостояние всего мира». Этот призыв был широко подхвачен естествоиспытателями.

В XVI в. после снятия запрещения вскрытия трупов людей блестящих успехов достигает анатомия (А. Везалий. О строении человеческого тела. 1543). В 1628 г. У. Гарвей публикует свое учение о кровообращении. С созданием микроскопа расширяются возможности исследования живых существ: изучаются клеточное строение растений (Р. Гук, 1665), мир микроорганизмов, эритроциты и сперматозоиды (А. Левенгук, 1683), движение крови в капиллярах (М. Мальпиги, 1661) и др.

Ф. Реди в XVII в. экспериментально доказал невозможность самозарождения сколько-нибудь сложных животных (окончательно версия о самозарождении была развенчана Л. Пастером лишь в середине XIX в.).

Растущие естественнонаучные знания нуждались в систематизации и обобщении. Появляются первые многотомные описания животного и растительного мира. Уже в 1583 г. итальянский медик, естествоиспытатель и философ А. Чезальпино сделал попытку классификации растений на основе строения семян, цветков и плодов. Английский биолог Дж. Рей, описывая свыше 18 600 видов растений в «Истории растений» (1686—1704), впервые ввел понятия «вид» и «род». Он допускал образование разновидностей под влиянием внешних условий, но, отражая общепринятые взгляды времени, был убежден в невозможности изменения видов.

1.2. Развитие эволюционных взглядов в XVIII в. и первой половине XIX в.

Благодаря успехам систематики, сравнительной анатомии, биогеографии в XVII—XVIII вв. в естествознании происхо-

дит дальнейшее накопление фактического материала. Всеобъемлющую для того времени «Систему природы» (1735) предложил великий шведский натуралист К. Линней (1707—1778). Одна из крупных заслуг его — введение биномиальной номенклатуры, которая и поныне используется в биологии. Как и Рей, Линней допускал естественное возникновение разновидностей, но был убежден в том, что «видов столько, сколько различных форм сотворила вечная сущность». Он рассматривал вид как стабильный элемент в природе и верил в библейскую легенду о сотворении видов.

Идеи эволюции в XVIII в. Уже в XVII в. идеи эволюции начинают все отчетливее проследиваться в трудах натуралистов и философов. Так, Г.В. Лейбниц (1646—1716), развивая идеи Аристотеля, провозгласил принцип градации и предсказал существование переходных форм между растениями и животными. Принцип градации в дальнейшем был развит в представлении о «лестнице существ» от минералов до человека, которая для одних продолжала оставаться выражением аристотелевской идеальной непрерывности, а для других — доказательством естественного превращения (*трансформизм*) живой природы.

В 1749 г. начинает выходить многотомная «Естественная история» Ж. Бюффона (до 1788 г. вышло 36 томов), в которой он обосновывает гипотезу о развитии Земли. По его мнению, это развитие охватывает 80—90 тыс. лет (в неопубликованных записках он приводит цифру даже в 500 тыс. лет), но лишь в последние периоды на Земле появляются из неорганических веществ живые организмы: сначала растения, потом животные и человек. Ж. Бюффон видел доказательство единства происхождения в плане строения животных и объяснял сходство близких форм их происхождением от общих предков. Он стоял на позициях трансформизма — учения об изменяемости видов.

Идея эволюции заложена и в трудах энциклопедиста Д. Дидро (1713—1784), который считал, что мелкие изменения всех существ и длительность времени существования Земли могут вполне объяснить воз-

никновение разнообразия органического мира. Французский ученый П. Мопертюи (1698—1759) высказывает гениальные догадки о корпускулярной природе наследственности, эволюционной роли уничтожения форм, не приспособленных к существованию, значении изоляции в развитии новых форм. Дед Ч. Дарвина Эразм Дарвин (1731—1802) в поэтической форме утверждает принцип единства происхождения всех живых существ, указывает, что органический мир развивался миллионы лет. И. Кант (1724—1804) в «Космогонии» (1755) говорит о сотнях миллионов лет развития Земли. К. Линней в последние годы жизни приходит к ограниченному признанию эволюции, считая, что близкие виды внутри рода могли развиваться естественным путем, без участия божественной силы.

Указанные эволюционные концепции не были определяющими в развитии биологии в XVII—XVIII вв. Открытие сперматозоидов и яйцеклеток у животных во второй половине XVII в. приводит к возрождению идеи античных философов о «вложении» одного организма в другой: в каждом существе вложено другое в миниатюрном виде, и при формировании особи истинного развития не происходит, идет лишь рост (*преформизм*). Многие выдающиеся биологи того периода — Ш. Боннэ, А. Левенгук, Я. Сваммердам, М. Мальпиги, Р. де Грааф и др. — были убежденными преформистами, хотя и расходились в признании главенствующей роли яйца («овисты») или сперматозоида («анимальнокулисты»). Преформизм в толковании идеи развития органического мира стоял на позициях креационизма.

Во второй половине XVIII в. отмечается пробуждение естественнонаучной мысли в России. В той или иной форме эволюционные взгляды были характерны для таких естествоиспытателей, как М.В. Ломоносов, К.Ф. Вольф, П.С. Паллас, А.Н. Радищев. М.В. Ломоносов (1711—1765) в трактате «О слоях земных» (1763) писал: «...напрасно многие думают, что все, как мы видим, сначала творцом создано...» М.В. Ломоносов закладывает основы современной науки в России. Изменения в неживой природе он рассматривал как непосредственную причи-

ну изменений животного и растительного мира, по останкам вымерших форм (моллюски и насекомые) он судил об условиях их существования в прошлом. Петербургский академик К.Ф. Вольф (1734—1794) наносит первый серьезный удар по преформизму. Изучение хода развития эмбрионов у птиц и почек у растений приводит его к выводу о «постепенном развитии гетерогенного из гомогенного» путем новообразования структур (концепция *эпигенеза*).

Спор Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера. В конце XVIII в. обостряется борьба между сторонниками креационизма и трансформизма. Ж. Кювье (1769—1832) — непревзойденный авторитет того времени в области палеонтологии и сравнительной анатомии — на богатой фактической основе отстаивает сходство ископаемых и ныне существующих животных, наличие четырех изначально неизменных типов организации всех животных, идею постоянства видов. Он обосновывает принципы «условий существования организмов» и «корреляции частей тела», которые рассматривает как свидетельства предустановленной гармонии в природе («конечных причин»). Изучая ископаемые остатки, Кювье приходит к выводу, что они расположены не хаотично, а закономерно, и по наличию некоторых «руководящих форм» можно определить последовательность геологических слоев во времени. Благодаря исследованиям Кювье и многих других натуралистов между 1822 и 1841 г. возникает *стратиграфия* и составляется вся *геохронологическая таблица* (подробнее см. раздел 5.3) от кембрия до четвертичного периода. Для объяснения факта смены фаун во времени Ж. Кювье развил представления о катастрофах на поверхности Земли в прошлом, уничтожавших живые существа. Развитие этих представлений А. д'Орбиньи привело к формулировке *теории катастроф*, согласно которой после каждой из катастроф происходило повторное сотворение животных.

Соотечественник и современник Ж. Кювье — Э. Жоффруа Сент-Илер (1772—1844), те же факты, которые Кювье использовал для подтверждения креационистских воззрений, рассматривал как доказывающие трансформизм: единство организации жи-

вотных как показатель общности происхождения, наличие отличающихся от ископаемых современных форм как доказательство изменения организмов под влиянием внутренних и внешних естественных причин.

Разногласия между Кювье и Сент-Илером по этим вопросам вылились в острую публичную дискуссию (1830), где победу одержал Кювье.

В целом можно сказать, что, несмотря на неоднократно высказывавшиеся гениальные догадки о развитии эволюции живой природы, до конца XVIII в. господствует «мысль о целесообразности установленных в природе порядков», о сотворении кошек для пожирания мышей, а мышей — чтобы быть пожираемыми кошками, а вся природа — чтобы доказать мудрость творца. Высказывавшиеся элементы эволюционизма еще не складывались в цельное эволюционное учение. Впервые такое учение было создано Ж.Б. Ламарком (1744—1829).

ГЛАВА 2

Становление эволюционного учения

В XIX в. происходит самое значительное событие в истории развития эволюционной мысли — Ч. Дарвин формулирует в 1842—1853 гг. теорию эволюции. Однако эволюционное учение как целостная система взглядов, доказывающих развитие природы, сформировалось до возникновения дарвинизма: оно было создано трудами французского биолога Ж.Б. Ламарка и рядом непосредственных предшественников Ч. Дарвина в первой половине XIX в.

2.1. Ж.Б. Ламарк и его учение

В истории биологии Ламарк обессмертил свое имя — ввел термин «биология»¹,

¹ Одновременно с Ламарком термин «биология» был предложен Л. Тревиранусом в трактате «Биология», или «Философия живой природы» (1802).

создал систему животного мира, в которой впервые животные были разделены на «позвоночных» и «беспозвоночных», выделил в отдельные классы паукообразных и кольчатых червей, а также подробно обосновал предположение о путях происхождения человека от обезьяноподобных предков. Но главным теоретическим достижением Ж.Б. Ламарка, несомненно, является создание эволюционной концепции развития природы.

В труде «Философия зоологии» (1809) Ж.Б. Ламарк дает эволюционное обоснование «лестницы существ». По его мнению, эволюция идет на основании внутреннего стремления организмов к прогрессу (*принцип градации*). Это «стремление к прогрессу» не определяется внешними причинами, они лишь нарушают правильность градации. Второй принцип, положенный

Ламарком в основу своего учения, состоит в утверждении *изначальной целесообразности* реакций любого организма на изменение внешней среды и признания возможности прямого приспособления.

Как же представлял себе Ламарк возникновение новых признаков в эволюции? Если это касается животных организмов, то вслед за изменением условий тотчас следует изменение привычек, посредством упражнения соответствующие органы изменяются в нужном направлении (первый «закон») и эти изменения передаются по наследству (второй «закон»).

Ламарк писал, что «стремясь избежать необходимости окунать тело в воду, птица делает всяческие усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги. В результате длительной привычки, усвоенной данной птицей и прочими особями ее породы, постоянно вытягивать и удлинять ноги все особи этой породы как бы стоят на ходулях, так как мало-помалу у них образовались длинные голые ноги, лишенные перьев до бедра, а часто и выше»¹. Аналогичным образом, по его мнению, развиваются все специальные приспособления у животных. Вот как Ламарк объясняет образование рогов у животных: «Во время приступов ярости, особенно частых у самцов, их внутреннее чувство благодаря своим усилиям вызывает интенсивный приток флюидов к этой части головы и здесь происходит выделение у одних — рогового, у других — костного вещества, смешанного с роговым, в результате чего в этих местах образуются твердые наросты»².

2.2. Оценка учения Ж. Б. Ламарка

Философские воззрения и аргументация эволюционных взглядов Ж.Б. Ламарка неоднократно служили предметом справедливой критики. Его взгляды основаны на деизме (от лат. *deus* — бог) — материя первична и сама по себе пассивна, а развитие ее определяется «творцом всего сущего». Увлечшись идеей о постепенном и всеобщем изменении видов и превращении их в другие виды, Ламарк стал отрицать реальность су-

ществования видов в природе. Ему казалось, что достаточно изгнать из биологии понятие «вид», как автоматически прекратится спор между креационизмом и трансформизмом. При несомненной прогрессивности взглядов Ламарка его концепция понимания причин эволюции была ошибочной, по существу натурфилософской, с выраженными элементами идеализма (внутреннее стремление к прогрессу, изначальная целесообразность любой реакции на измененные условия). Тем не менее мы должны отдать должное этому выдающемуся мыслителю, предложившему первую целостную концепцию эволюции органического мира.

Эволюционные взгляды Ламарка были слабо аргументированы фактическим материалом и не получили широкого распространения среди современников. Однако впоследствии (в конце XIX — начале XX в.) некоторые его взгляды нашли новое распространение в гипотезах наследования приобретаемых свойств или адекватной изменчивости («неоламаркизм»).

2.3. Непосредственные предшественники Ч. Дарвина

В первой половине XIX в. во всех специальных разделах биологии и смежных естественно-исторических науках накапливаются данные, которые могут быть материалистически истолкованы лишь в свете эволюционного развития животных и растений на протяжении длительного времени от каких-либо общих предковых форм. В трудах Ч. Лайеля (1797—1875) закладываются основы исторической геологии с ее *принципом актуализма* (исторические изменения земной коры определяются действием тех же сил, которые исподволь и незаметно действуют и сегодня). Появляются труды, обобщающие доказательства эволюции. Двухтомная сводка Р. Чемберса «Следы естественной истории творения», вышедшая в Лондоне в 1845 и 1846 гг., была быстро переведена на все европейские языки.

Непосредственными предшественниками Ч. Дарвина в России были зоолог К.Ф. Рулье (1814—1858) и ботаник

¹ Ламарк Ж. Б. Избр. произв. Т. 1. М., 1955. С. 350—351.

² Там же. С. 354.

А.Н. Бекетов (1825—1902). К.Ф. Рулье развивал концепцию о возникновении органического мира из неорганического, о постепенном естественном изменении организмов и формировании многообразия существ под влиянием изменения внешних условий («основной закон жизни»), о наследственности и изменчивости как основных

свойствах живых организмов. А.Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» (1858) приводил интересные данные об изменении растений в различных условиях существования, в том числе и о борьбе за существование.

Благодаря таким трудам многих ученых идеи эволюции начинают привлекать внимание не только биологов, но и всего образованного общества. Однако эволюционные идеи сами по себе, даже подкрепленные фактами, не могут считаться эволюционной теорией до тех пор, пока непонятными еще остаются движущие силы процесса эволюции.

ГЛАВА 3

Возникновение дарвинизма

Прежде чем кратко рассмотреть основные положения обоснованной Ч. Дарвином теории эволюции, остановимся на предпосылках ее создания и главных вехах жизни и творчества Ч. Дарвина. В развитии эволюционных взглядов Ч. Дарвина как в зеркале отражается процесс формирования эволюционного мировоззрения в современной ему биологии.

3.1. Предпосылки возникновения дарвинизма

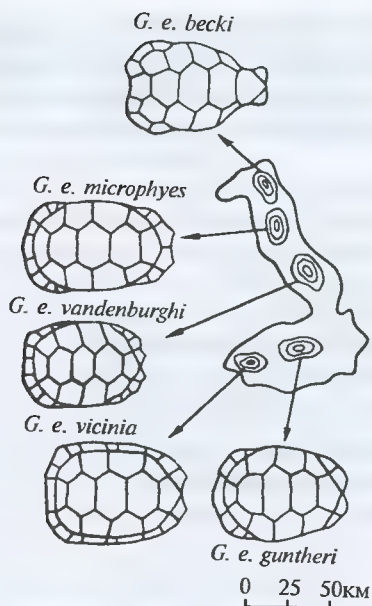
В разных областях биологии к первой четверти XIX в. был накоплен огромный фактический материал, который нуждался в обобщении. Для такого обобщения нужны были новые подходы. Практика сельского хозяйства требовала создания теории, которая позволила бы развивать дальше методы селекционной работы.

Все это и определило в значительной степени то обстоятельство, что именно в Англии — одной из наиболее развитых в хозяйственном отношении стран мира —

сложились в середине XIX в. условия для создания *теории эволюции*. Честь ее создания неоспоримо принадлежит Чарлзу Дарвину — одному из величайших естествоиспытателей всех времен и народов.

Ч. Дарвин (1809—1882) в юности верит в Библию, собирается стать сельским пастором и занимается зоологией как натуралист-любитель. В 22 года Ч. Дарвин на пять лет покидает Англию и в качестве натуралиста (без жалованья) отплывает в кругосветное путешествие на экспедиционном судне «Бигль» английского адмиралтейства. «Бигль» обогнул земной шар, пройдя с юга вокруг Южной Америки, побывал в водах Австралии и Новой Зеландии, обогнул с юга Африку. Во время стоянок корабля Ч. Дарвин собирал ботанические, палеонтологические и зоологические коллекции, проводил геологические наблюдения.

«Путешествуя на корабле ее величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными



Р и с. 3.1. Распространение и внешний вид панциря сверху пяти подвидов слоновой черепахи (*Geochelone elephantopus*) на о. Альбермаль, Галапагосские о-ва. Близкие формы черепах обитали также на других островах архипелага. Ч. Дарвин сделал вывод, что все они — потомки одной формы, когда-то попавшей на архипелаг (по Е. Вольпе, 1981)

обитателями этого континента. Факты эти, как будет видно из последних глав этой книги, кажутся, освещают до некоторой степени происхождение видов — эту тайну из тайн¹. Так начинается «Введение» в «Происхождение видов...».

Путешествуя по Южной Америке, Ч. Дарвин замечает, что многообразие животного мира логичнее объяснить медленно текущими процессами изменения форм, чем отдельными актами творения (рис. 3.1). Находка ископаемых гигантских броненосцев — родственных ныне живущих форм — приводит его к выводу о родстве вымерших и существующих форм. Кульминацией, с точки зрения формирования эволюционных взглядов, явилось исследование флоры и фауны Галапагосских островов, где Ч. Дарвин на примере различий между



Великий натуралист, создатель теории естественного отбора Чарльз Дарвин

близкими видами выюлков, черепах, ящериц увидел как бы сам процесс эволюции в действии.

Ч. Дарвин возвращается в Англию в 1836 г. убежденным эволюционистом. Начинается длительный период разработки стройной теории эволюции, основанной на вскрытии механизма эволюционного процесса. Анализируя историю выведения пород голубей, собак и создания высокопродуктивных сортов культурных растений, Ч. Дарвин убеждается, что различия между породами и сортами возникают в результате отбора и преимущественного размножения тех особей, у которых желаемое свойство или признак наиболее выражены. Такой известный человеку с древнейших времен искусственный отбор может быть либо *бессознательным* (когда оставляют для размножения лучшие особи, не задумываясь о конечных результатах), либо *методическим* (когда селекционером ставится цель по улучшению определенного признака или свойства). Новизна подхода Ч. Дарвина к объяснению эволюции домашних животных и культурных растений состояла в том, что он усмотрел в деятельности человека *творческое начало*. Ключ к объяснению разнообразия домашних форм, подчеркивал Ч. Дарвин, заключается в умении человека *накапливать изменения* путем отбора, а не просто в самих фактах изменчивости и

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III. Л., 1939. С. 270.

наследственности, как считалось ранее. Изучение истории создания пород и сортов привело к важному выводу, что большинство их имеет *монофилетическое* (от одного корня) происхождение. В механизме действия искусственного отбора по накоплению различий в ряду поколений Ч. Дарвин увидел прообраз основного механизма эволюционного процесса — действие естественного отбора.

Все время после окончания путешествия Ч. Дарвин посвящает обработке полученных наблюдений. В 1839 г. выходит первая принесящая ему широкую известность в научных кругах книга «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». Проходят еще четыре года, заполненные опытами с растениями, разведением голубей, продолжением обработки зоологических и ботанических коллекций. По записным книжкам удалось восстановить, что еще в 1837 г. Ч. Дарвин впервые приходит к идее естественного отбора. В 1842 г. Ч. Дарвин делает черновой набросок теории естественного отбора. Еще через два года он расширяет работу с 35 до 230 страниц и в связи с плохим состоянием здоровья, будучи неуверен в завершении работы, просит опубликовать ее после смерти.

Здоровье улучшается. В это время все читающее общество взволновано появлением анонимных книг «Следы естественной истории творения» (их автором был Р. Чемберс, впоследствии активный защитник теории Ч. Дарвина). Резкая критика этих книг с разных сторон (Р. Чемберс, давая множество убедительных доказательств существования эволюции, признавал участие в ней сверхъестественных сил) и скептическое отношение друзей к его работе заставляют Ч. Дарвина отложить публикацию почти готового труда, с тем чтобы исчерпывающим образом документировать каждое из выдвигаемых положений. В 1858 г. этот труд составлял 2000 страниц и, по мнению автора, на две трети был готов к публикации. Однако Ч. Дарвин так и не закончил его.

В это время Ч. Дарвин получает письмо от молодого зоолога Альфреда Уоллеса с просьбой ознакомиться и в случае одобрения представить в журнал рукопись его небольшой статьи «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от

первоначального типа». В статье в сокращенном варианте содержались основы той же теории, к которой Ч. Дарвин пришел независимо от А. Уоллеса еще в 1842 г. Сначала Ч. Дарвин собирается представить статью А. Уоллеса и по этому вопросу не выступать. Но по настоянию друзей он решает опубликовать и собственную статью под названием «Об изменении органических существ в естественном состоянии...». Ч. Лайель и Дж. Гукер представляют линнеевскому обществу одновременно обе статьи и копию одного из ранних писем Дарвина.

Все документы были опубликованы в 1858 г. Эти события заставляют Ч. Дарвина опубликовать сокращенный вариант подготовляемого много лет труда — «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь». Все 1250 экземпляров первого лондонского издания, появившиеся в свет 24 ноября 1859 г., разошлись в несколько дней.

Даже если бы Ч. Дарвин не оставил нам теорию естественного отбора, мы вправе были бы считать его одним из выдающихся натуралистов. Один только перечень его главных книг показывает, насколько глубоко и разносторонни были его интересы:

- | | |
|--------------------|---|
| 1839 г. | «Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль» |
| 1842 г. | «Строение и распределение коралловых рифов» |
| 1844 г. | «Геологические наблюдения над вулканическими островами» |
| 1846 г. | «Геологические наблюдения над Южной Америкой» |
| 1851 —
1854 гг. | «Усоногие раки» (т. 1—2) |
| 1859 г. | «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» |
| 1862 г. | «Опыление орхидей» |
| 1865 г. | «Движения и повадки лазящих растений» |
| 1868 г. | «Изменение домашних животных и культурных растений» (в 2 т.) |

1871 г.	«Происхождение человека и половой отбор»
1872 г.	«Выражение эмоций у человека и животных»
1875 г.	«Насекомоядные растения»
1876 г.	«Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире»
1877 г.	«Различные формы цветов у растений одного и того же вида»
1879 г.	«Жизнь Эразма Дарвина»
1880 г.	«Способность к движению у растений»
1881 г.	«Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни»

Ч. Дарвин умер в Дауне, где он жил после возвращения из кругосветного путешествия, похоронен в Вестминстерском аббатстве, рядом с И. Ньютоном.

3.2. Основные положения теории естественного отбора и ее оценка

Непреходящая заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он объяснил процесс развития и становления видов, вскрыв механизм эволюции. Именно это и превратило эволюционное учение в теорию эволюции.

Основываясь на изучении большого числа фактов из области естествознания и практики растениеводства и животноводства, Ч. Дарвин приходит к выводу о существующем в природе стремлении к размножению каждого вида в геометрической прогрессии. Это правило не знает исключений ни в животном, ни в растительном мире. Потенциально каждый вид способен произвести и производит гораздо больше особей, чем выживает их до взрослого состояния; юных особей всегда больше, чем взрослых (см. гл. 10). Однако число взрослых особей каждого вида растений и животных сохраняется более или менее постоянным. *Появляется на свет огромное число особей, до*

взрослого состояния выживает лишь незначительная часть. Следовательно, остальные гибнут в «борьбе за жизнь», в «борьбе за существование» — таков первый важный вывод.

«Я должен предупредить, — пишет Ч. Дарвин, — что применяю этот термин (борьба за существование. — А.Я. и А.Ю.) в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства»¹.

Наблюдения в природе показывают, что для животных и растительных организмов характерна всеобщая изменчивость признаков и свойств, ибо даже в потомстве одной пары родителей нет совершенно одинаковых особей. При средних благоприятных условиях эти различия могут не играть существенной роли, но в крайне неблагоприятных условиях каждое мельчайшее различие может стать решающим для выживания.

Гениальность Ч. Дарвина состояла в том, что из сопоставления фактов борьбы за существование и всеобщей изменчивости признаков и свойств он пришел к заключению о неизбежности в природе избирательного уничтожения одних особей и размножения других — естественного отбора. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд различия дают определенные преимущества одним особям и приводят к гибели других. В конечном итоге в живых остаются лишь особи, обладающие определенными, в конкретных условиях благоприятными свойствами, отличающими их от остальных особей этого вида. Неизбежным результатом отбора оказалось возникновение приспособлений и на этой основе — таксономического и экологического разнообразия.

Открытие главного механизма эволюции делало эволюционный процесс событием, органически вытекающим из самого существования живых организмов; в результате отпала необходимость прибегать к сверхъестественным силам при объяснении явлений изменения и развития органического мира.

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III. Л., 1939. С. 316.

Т а б л и ц а 3.1. Основные этапы развития эволюционной теории

Этапы	Годы	Характеристика периода
I	1859—1900	Борьба за утверждение идеи эволюции. Формирование классического дарвинизма и основных антидарвиновских направлений эволюционной мысли. Возникновение эволюционной биологии
II	1901 — начало 20-х	Кризис классического дарвинизма, связанный с возникновением генетики и ее противопоставлением дарвинизму. Усиление всех форм антидарвинизма
III	Конец 20-х — начало 30-х	Начало перехода к популяционному мышлению. Начало систематических экспериментальных исследований микроэволюции
IV	Конец 30-х — начало 50-х	Синтез генетики и дарвинизма. Формирование и развитие синтетической теории эволюции. Начало развития экосистемного мышления
V	50—80-е	Изучение молекулярных основ изменчивости и эволюции. Начало изучения эволюции экосистем. Развитие неокатастрофизма и других форм антидарвинизма. Оживление креационизма

3.3. Последующее развитие дарвинизма и его влияние на биологию

В специальных разделах «Происхождения видов...» Ч. Дарвин убедительно показал, что принцип естественного отбора объясняет возникновение всех без исключения основных характеристик органического мира — от существования иерархической системы таксонов до возникновения ярких перьев у павлинов, от сохранения рудиментарных органов до особенностей географического распространения организмов на Земле.

Прошло более 140 лет со дня опубликования «Происхождения видов...», и все это время эволюционная теория непрерывно развивалась. В этом развитии можно выделить несколько важных этапов (табл. 3.1).

Подробная характеристика этих этапов невозможна в рамках краткого курса¹, рассмотрим лишь основные черты развития эволюционной теории.

Формирование классического дарвинизма. Через полтора месяца после выхода в свет первого издания появилось и так же быстро разошлось второе издание «Происхождения видов...». Вскоре книга была переведена на все европейские языки и стала достоянием самых широких кругов читающего общества, особенно в Германии, России, Англии, Соединенных Штатах. Все новые группы явлений и фактов описываются с позиций дарвинизма. Через несколько лет антиэволюционизм и креационизм окончательно теряют положение господствующих концепций.

В этом процессе большое значение имела пропагандистская деятельность Т. Гексли, А. Уоллеса и Дж. Гукера в Англии; Э. Геккеля, Ф. Мюллера, К. Гегенбаура в Германии; К.А. Тимирязева, И.И. Мечникова, А.О. и В.О. Ковалевских, И.М. Сеченова в России; Аза Грея в Америке.

Широкое распространение эволюционных идей в биологии вызвало появление новых направлений и дисциплин: эволюционной палеонтологии, эволюционной эмбриологии, исторической биогеографии и др. Филогенетическое направление на оп-

¹ Последний современный обзор см.: Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 2001, 640 с.

ределенный период становится главным в большинстве отраслей биологии, а эволюционный подход — основой и методологией специальных дисциплин.

Э. Геккель (1866) вводит термины «онтогенез» (от греч. *ontos* — сущее) и «филогенез» (от греч. *phylon* — род, племя) и строит первое филогенетическое древо.

Вторая половина XIX в. — период интенсивного построения филогенетических древ для всех крупных групп животных и растительных организмов. В практику биологических исследований прочно входит предложенный Э. Геккелем *метод «тройного параллелизма»* — сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии (см. гл. 6). На основании анализа хода филогенетического развития отдельных групп вскрываются важные принципы и формируются основные черты эволюции групп (макроэволюции): *принцип аллогенеза* и *арогенеза* (см. гл. 15), биогенетический закон (см. гл. 14), происхождение от неспециализированных предков и прогрессивной специализации, необратимость эволюции, принцип мультифункциональности органов и эволюции органов путем *смены функций* (см. гл. 16) и др. Так завершается «романтический» период развития дарвинизма.

Кризис классического дарвинизма. Несмотря на признание учения Ч. Дарвина большинством биологов, многие ведущие биологи либо не приняли (Р. Оуэн, К. Бэр), либо принимали учение об эволюции путем естественного отбора с оговорками, либо выдвигали серьезные возражения (Л. Агассиц, А. Келликер, К. Негели и др.). Этому в немалой степени способствовало то, что взгляды Ч. Дарвина на всемогущество отбора и особенности возникновения новых видов встретились с рядом трудностей (например, в природе редко находились переходные формы, присутствие которых постулировал Дарвин), возникновение органов очень сложного строения и сложных форм поведения также, на первый взгляд, было трудно объяснить посредством аккумуляции мелких изменений (недостаточным казался принцип отбора и для объяснения первых

стадий развития полезных уклонений, неясным оставалось возникновение общего плана строения в крупных группах организмов и т. п.).

Критика дарвинизма особенно усилилась в период возникновения генетики. Этот период условно можно назвать *периодом отрицания дарвинизма*. В это время (конец XIX — начало XX в.) не только в биологии, но и в других областях естествознания нападки на материалистические взгляды усилились. Судьбы эволюционного учения и теории естественного отбора разошлись. Эволюционное учение распространялось все шире и шире, а теория естественного отбора — центральное звено всей эволюционной теории — стала подвергаться все более жесткой критике. Причин тому было несколько, но основная — отсутствие достаточно строгих научных представлений о двух важнейших явлениях жизни и общих характеристиках живого на Земле — наследственности и изменчивости.

Вскоре после выхода «Происхождения видов...» Ф. Дженкин выдвинул серьезное возражение против предполагаемой Ч. Дарвином возможности действия отбора как эволюционного фактора в природе. Ход его рассуждений был следующим. Возникшее случайное наследственное изменение, которое должно быть поддержано отбором, всегда единично. Вероятность встречи двух особей с одинаковыми наследственными изменениями и оставлением ими потомства чрезвычайно мала. Поэтому если один из родителей имеет признак *A*, то у его детей количественное выражение признака будет $A/2$, у внуков — $A/4$, у правнуков — $A/8$ и т. д., т. е. произойдет «растворение признака в скрещивании».

Для опровержения возражения Дженкина¹ необходимо было знание генетики, а генетика как наука возникла лишь в 1900 г., в год переоткрытия замечательных работ Г. Менделя. Правда, и ранее были известны многочисленные факты, свидетельствовавшие против «растворения

¹ Это возражение получило название «кошмар Дженкина» ввиду трудности его объяснения в начальном периоде развития дарвинизма.

признаков в скрещивании». Например, характерная горбинка на носу у представителей королевского дома Бурбонов сохранилась даже у восьмого по счету поколения. По расчетам Ф. Дженкина, признак должен был уменьшиться в 128 раз. Четырнадцатый по счету поколений герцог Шрюсбери имел, как и основоположник рода (500 лет назад), сросшиеся первые и вторые фаланги на пальцах рук. Но эти факты (как и аналогичные известные тогда факты из области селекции) оставались вне внимания исследователей-эволюционистов.

Существовал и другой фронт исследований, прямо или косвенно противопоставляемый дарвинизму в конце XIX — начале XX в. В работе В. Иоганнсена (1903) была показана неэффективность отбора в чистых линиях (в потомстве одной самооплодотворяющейся особи, гомозиготном по большинству признаков). И хотя такие гомозиготные группы особей в природе не встречаются, веру в могущество отбора эти эксперименты подрывали. Крайне неудачная «временная гипотеза пангенезиса», предложенная Дарвином, расходилась с наблюдаемыми фактами наследственной передачи признаков в экспериментах. Это было, по-видимому, одной из причин выдвижения Г. де Фризом (1889) гипотезы эволюции, согласно которой новые виды возникают сразу, скачкообразно, посредством появления отдельных крупных изменений наследственности (*мутации*) без ведущего участия естественного отбора.

Причиной указанных трудностей дарвинизма, как уже отмечалось, было отсутствие достаточно строгих доказательств наследственной изменчивости, теории отбора «не хватало» генетической основы. Такие достижения генетики, как мутационная теория, учение о чистых линиях и принцип корпускулярной наследственности, использовались для обоснования антидарвиновских взглядов. Эти данные генетики на самом деле укрепляли учение Ч. Дарвина, внося ясность в понимание механизма действия естественного отбора.

Генетики того периода вместо расплывчатых представлений Ч. Дарвина и его сторонников о наследственности пытались предложить твердые законы и основные на экспериментах гипотезы. Этот подход

просмотрели сторонники взглядов Ч. Дарвина, которые, в свою очередь, предпринимали безуспешные попытки опровергнуть ранних генетиков. Генетики, со своей стороны, увлеченные успехами, не заметили положительное в учении Ч. Дарвина. Это и было причиной конфликта. Знаменательным событием в истории развития эволюционного учения стал 1926 год — год появления работы С.С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики», давшей начало *синтезу* генетики и классического дарвинизма.

Период синтеза генетики и классического дарвинизма. Непростым был путь к синтезу. Первым шагом на этом пути может считаться вскрытие закономерностей распределения хромосом при клеточном делении. Основываясь на этих фактах, А. Вейсман (1834—1914) формулирует основные положения хромосомной теории наследственности и впервые выдвигает *принцип невозможности передачи по наследству «благоприобретенных» признаков*.

До сих пор иногда встречаются исследователи, признающие принцип наследования «благоприобретенных» признаков («адекватная изменчивость», «соматическая индукция» и т. п.). Однако из признания факта влияния внешней среды на наследственность (никогда не оспариваемого генетикой) не вытекает возможность адекватной изменчивости. По-прежнему справедливо прекрасное сравнение Ч. Дарвина: «...мы ясно видим, что природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма; быть может, она имеет не большее значение, чем имеет природа той искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении свойства (вспыхивающего) пламени»¹.

Упоминавшаяся мутационная гипотеза эволюции Г. де Фриза сыграла важную положительную роль при синтезе генетики и дарвинизма, ускорив накопление точных данных по наследственной («неопределенной», по Дарвину) изменчивости в живой природе. После обнаружения у дрозофилы

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III. М.—Л., 1939. С. 277.

групп сцепления генов по числу имеющих хромосом окончательно оформляется хромосомная теория наследственности (Т.Г. Морган, А. Стертевант и др.).

Переход к популяционному мышлению. В потоке разнообразных генетических исследований формируется знаменитый «принцип Харди» (1908): *без внешнего давления каких-либо факторов частоты генов в бесконечно большой панмиктической популяции стабилизируются уже после одной смены поколений*. Другими словами, при отсутствии внешних давлений частоты генов в популяции должны быть постоянными.

Исходя из принципа Харди, С. С. Четвериков (1882—1959) показал, что в результате постоянно протекающего мутационного процесса во всех популяциях создается и существует наследственная гетерогенность — различные мутации и комбинации, представляющие генетическую основу эволюционного процесса. Из расчетов С.С. Четверикова следовало, что во всех без исключения популяциях должны присутствовать самые различные мутации. В ходе «переработки» этих мутаций под действием естественного отбора и осуществляется процесс эволюции. Экспериментальные проверки полностью подтвердили вывод С.С. Четверикова о насыщенности природных популяций разными мутациями.

Проведенные в 1928—1930 гг. исследования (Р.А. Фишер, Н.П. Дубинин и Д.Д. Ромашов, С. Райт и др.) показали, что в эволюции большую роль играет не только появление новых мутаций, но и изменение частоты встречаемости существующих аллелей (гена) благодаря случайным процессам — колебания численности популяции, утраты генов и т. д.¹

Генетика позволила проанализировать основные моменты протекания эволюционного процесса от появления нового признака в популяции до возникновения нового вида. На внутривидовом (*микроэволюционном*) уровне при изучении эволюции оказалось возможным применить точные экспериментальные подходы, которые помогли выяснить роль отдельных эволюционных

факторов, сформулировать представления об *элементарной эволюционной единице* (популяция), элементарном эволюционном *материале* и *явлении*. Все это привело к созданию Ф.Г. Добржанским и Н.В. Тимофеевым-Ресовским в 1937—1939 гг. *учения о микроэволюции* — одного из главных разделов современной теории эволюции.

Формирование синтетической теории эволюции. Развитие эволюционной биологии. В развитии этапа эволюционной теории, называемого *синтетической теорией эволюции*¹, большую роль сыграло объединение данных многих отраслей биологии на базе дарвинизма: генетико-экологического изучения структуры популяции (Н.И. Вавилов, Г. Турессон, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Е.Н. Синская, Дж. Клаузен, М.А. Розанова и др.), экспериментального и математического изучения борьбы за существование и естественного отбора (В.Н. Сукачев, Дж. Б.С. Холдейн, Г.Ф. Гаузе, Г. Кетлуэлл и др.), данных экспериментальной и теоретической генетики (Р. Фишер, С. Райт, А.Н. Колмогоров, М. Лернер, К. Мазер, Н.П. Дубинин, Б. Ренш, Е.Б. Форд, Г. Стеббинс, Р. Левонтин и др.), развития теории вида (Н.И. Вавилов, Дж. Хаксли, Э. Майр, К.М. Завадский, Н.Н. Воронцов, В. Грант и др.) и ряда других направлений.

Выделение микроэволюционного уровня в теории эволюции и значительный прогресс в изучении механизмов эволюционного процесса способствовали разработке проблем эволюции и более крупного уровня — макроэволюционного (Н.И. Вавилов, И. И. Шмальгаузен, Дж. Г. Симпсон, Б. Ренш, А.Н. Северцов и др.).

В нашей стране активно развивалось исследование эволюции отдельных крупных групп животного и растительного мира (цветковых растений — Б.М. Козо-Полянский, А.Л. Тахтаджян и др., членистоногих — М.С. Гиляров, Д.М. Федотов и др., простейших — В.А. Догель, Ю.И. Полянский и др., многоклеточных — А.В. Иванов,

¹ Эти процессы называются *дрейфом генов* или *генетико-автоматическими процессами*

¹ Название «синтетическая» происходит, по-видимому, от названия знаменитой сводки Дж. Хаксли (1942) «Эволюция. Современный синтез».

В.Н. Беклемишев, Н.А. Ливанов, А.А. Парамонов и др., позвоночных — П.П. Сушкин, М.А. Мензбир, Ю.А. Орлов, Л.П. Татаринов и др.). Советские исследователи внесли выдающийся вклад в развитие некоторых «пограничных» эволюционных дисциплин (например, эволюционной физиологии — Л.А. Орбели, Е.М. Крепс и др., эволюционной палеонтологии — А.А. Борисяк, Б.С. Соколов и др., эволюционной биохимии — А.В. Благовещенский, А.Н. Белозерский и др., эволюционной морфологии — А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, А.А. Заварзин, Н.Г. Хлопин и др., эволюционной экологии — биогеографии — С.С. Шварц, Н.А. Бобринский, В.Г. Гептнер, И.И. Пузанов и др.).

Развитие экосистемного подхода. Начиная с 20-х годов XX в. благодаря трудам выдающегося естествоиспытателя современности В.И. Вернадского (1864—1945) и ботаников В.Н. Сукачева (1880—1967) и А. Тенсли (1871—1955) развивается новое направление эволюционного учения — *учение об эволюции биогеоценозов и биосферы в целом*.

На наших глазах происходит процесс нового синтеза — синтеза микроэволюционного учения, биогеоценологии, экологии и популяционной биологии, результатом которого должно стать выявление *закономерностей эволюции биогеоценозов (экосистем)*. Пока этот раздел эволюционного учения еще не создан. Его создание — важнейшая задача в области развития всего эволюционного учения в наше время. Этот новый синтез, по-видимому, может осуществиться как на путях развития «вширь» популяционной биологии — в направлении выяснения взаимодействия популяций разных видов в экосистемах (так называемой *козволюции*), так и по пути развития «вглубь» исследований на биогеоценологическом (экосистемном) уровне (см. гл. 19). И если развитие микроэволюционного учения вплотную подвело нас к возможности управления эволюцией отдельных видов, то развитие учения об эволюции биогеоценозов позволит управлять эволюцией живой природы в масштабах крупных регионов планеты; это крайне необходимо в

условиях растущего антропогенного давления на биосферу Земли.

Изучение молекулярных основ изменчивости в эволюции. Начиная с открытия генетического кода Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953) идет быстрое развитие молекулярной биологии и выяснение особенностей строения молекул ДНК, первично определяющих возникновение наследственных изменений, — материала для действия естественного отбора. Были открыты *регуляторные и структурные гены*, состоящие из повторяющихся последовательностей нуклеотидов. Последовательности регуляторных генов, как правило, повторяются, они кодируют белки-ферменты и регулируют транскрипцию структурных генов. Структурные же гены уникальны, кодируют синтез полипептида, определяя последовательность чередования аминокислот. Поскольку скорость эволюции организма в некоторых ветвях (гоминид) превышает скорость эволюции белков, высказано предположение о большей эволюционной лабильности регуляторных генов в отличие от структурных. Однако мутации в каждом из этих типов генов имеют существенное значение для эволюции. Было показано, что различия между некоторыми близкими видами часто основаны на дупликации генов.

При изучении генетического кода было открыто явление *вырожденности кода*: часть замещений нуклеотидов в кодоне не меняет характера синтезируемой аминокислоты. Расчеты показали, что до $\frac{1}{3}$ замещений нуклеотидных пар на молекулярном уровне не должны отражаться в изменчивости фенотипа, поэтому не должны бы контролироваться естественным отбором (отсюда возникла гипотеза «нейтральной эволюции»; см. гл. 6, 20). Наконец, было открыто явление *трансдукции* — переноса генов от одной бактерии к другой посредством вирусов (бактериофагов); тем самым показано, что некоторые признаки могут передаваться в процессе эволюции у прокариот не только в чреде поколений («вертикально»), но и «горизонтально», от вида к виду.

Каждая из таких находок вначале трактовалась как противоречащая дарвинизму и отвергающая его. Но во всех без исключе-

ния случаях оказывалось, что молекулярная биология (как в свое время и генетика) отлично дополняет и ни в коей мере не отменяет или заменяет дарвиновское объяснение эволюции и естественный отбор как единственный направленный фактор. Однако «молекулярный антидарвинизм» до сих пор не изжит в современной биологии.

О современной критике дарвинизма. На всех этапах развития дарвинизма находились ученые, пытавшиеся доказать, что «дарвинизм устарел». Только с середины XX в. дарвиновскому объяснению эволюции противопоставлялись неоламаркизм, макромутационизм (сальтационизм), уже упоминавшийся *нейтрализм*. В ходе дальнейшего изложения настоящего курса все эти вопросы обсуждаются специально (см. гл. 4, 6), а здесь мы рассмотрим лишь некоторые общие черты такой критики:

1. Основной удар критики направляют против теории отбора как единственного направленного фактора эволюции.

2. Сначала делается попытка приписать дарвинизму некие неизбежные каноны («постулаты»), не допускающие никаких отклонений, а затем доказывается их недостаточная универсальность (на самом деле *единственным постулатом дарвинизма является признание естественного отбора в качестве объективного фактора, формирующего адаптации и направляющего эволюцию*).

3. Естественные для каждой живой и развивающейся теории трудности интеграции новейших научных достижений выдаются за непреодолимые, разрушающие всю теорию отбора.

4. Вместо дарвинизма предлагаются концепции, в конце концов признающие существование неких изначально приспособительных свойств у живых организмов (автогенетические, идеалистические или мистические по существу взгляды) либо объясняющие лишь очень ограниченный круг фактов, а не весь процесс возникновения адаптаций, явлений целесообразности в природе и видообразования.

Разумеется, учение об отборе, на котором основаны современные представления об эволюции органического мира, нуждается в дальнейшем развитии. Было бы непра-

вильно искать в трудах Ч. Дарвина ответы на все вопросы эволюции органического мира, постоянно возникающие по мере углубления наших представлений об организации и развитии живой природы. Между тем именно этого требуют многие противники дарвинизма, когда возникают трудности согласования новых фактов с принципами дарвинизма.

Говоря о современном состоянии эволюционного учения, нельзя забывать и о том, что центральный тезис дарвинизма о ведущей роли естественного отбора в эволюции представляет собой материалистический стержень биологии. Это обстоятельство и определяет страсти вокруг теории Ч. Дарвина. Дарвинизм своими выводами опровергает как *креационизм*, так и попытки объяснить эволюцию на основе врожденных стремлений (*ламаркизм*). Дарвинизм дает нам научную систему представлений об эволюции органического мира, стройное мировоззрение о развитии живой природы.

Дарвинизм и креационизм сегодня. Дарвинизм (и эволюционное учение в целом) и в наши дни активно противостоит креационизму. Согласно опросам, в 1982 г. только 4% населения США считали, что эволюция происходит на основе естественных процессов, 44% поддерживали креационизм и 38% верили, что на протяжении миллионов лет эволюции «помогал» Бог. В середине 80-х годов большинство американских студентов признавали эволюцию, но многие из них считали, что принцип эволюции вполне совместим с креационизмом. Хотя антиэволюционные законы, принятые в 50—60-х годах в некоторых штатах США, были отменены Верховным судом этой страны как антиконституционные, попытки узаконить преподавание божественной теории творения наравне с дарвинизмом в школах и колледжах США делаются до последнего времени.

Креационизм¹ и в настоящее время широко распространен во многих странах. И пока это положение сохраняется, роль дарвинизма в защите научного мировоззрения нельзя преуменьшать.

¹ Бейкер Сильвия. Камень преткновения. Верна ли теория эволюции? М., 1992. С. 40.

В развитии эволюционной мысли ярко прослеживается принцип преемственности научных знаний: возникшие тысячелетия назад эволюционные идеи определили возможность формулировки в начале XIX в. эволюционного учения, гениальный вывод Ч. Дарвина о естественном отборе как главном механизме эволюции и всестороннее подтверждение этого вывода современной наукой позволили выделить в эволюционном учении строгие контуры эволюционной теории. 145-летнее существование эволюционной теории показало, что она относится к тем завоеваниям человеческой мысли, которые составляют фундамент нашего познания природы вообще. Каждое новое крупное достижение в любой специальной области биологии, каким бы на первый взгляд противоречащим этой теории оно ни казалось, находит свое место в ее рамках, обогащая и развивая эволюционную теорию. Именно таков результат кризисов в эволюционной теории, которые были связаны с развитием генетики в начале XX в. и развитием молекулярной биологии во второй половине XX в.

1. Какие идеи о развитии живой природы господствовали в Древности и Средневековье? В чем различие в подходах к познанию природы в эти периоды?

2. В чем состоят характерные черты развития биологии в эпоху Возрождения?

3. Перечислите наиболее крупные достижения биологии XVIII — начала XIX в., сыгравшие определяющую роль в обосновании идеи эволюции органического мира.

4. Охарактеризуйте (с фактами и аргументами) главные направления борьбы вокруг идеи исторического развития живой природы в XVII—XIX вв.

5. В чем заключаются основные положения эволюционной концепции Ж.Б. Ламарка? Оцените их с естественнонаучной и методологической точек зрения.

6. В чем состояла принципиальная новизна подхода Ч. Дарвина к изучению процесса эволюции органического мира?

7. Какие группы фактов заставили Ч. Дарвина убедиться в реальности процесса эволюции во время путешествия вокруг света?

8. Каково значение практики селекции в обосновании эволюционной теории?

9. Как оценивал Ч. Дарвин учение Ж.Б. Ламарка? В чем принципиальное различие в подходах Ч. Дарвина и Ж.Б. Ламарка к объяснению механизма процесса эволюции?

10. Каковы основные затруднения, которые встретила теория естественного отбора? Пути их преодоления, предложенные Ч. Дарвином (по материалам гл. 6 «Происхождения видов...»)?

11. Что противопоставил Ч. Дарвин возражениям Ст. Майварта «о недостаточности принципа отбора для объяснения начальных стадий возникновения полезных уклонений» (по материалам гл. 7 «Происхождения видов...»)?

12. В чем суть «Кошмара Дженкина» и почему Ч. Дарвин не смог его развеять?

13. Какие основные пять этапов в развитии дарвинизма можно выделить?

14. Что с чем было синтезировано в синтетической теории эволюции?

15. В чем заключаются основные черты современного этапа развития дарвинизма?

16. Можно ли сказать, что дарвинизм «устарел» во второй половине XX в.?

"... когда в каждом произведении природы мы будем видеть нечто имеющее длинную историю ... как неизмеримо возрастет интерес, который представит нам изучение естественной истории!"

Органическая эволюция как объективный процесс

Ч. Дарвин

С момента возникновения жизни органическая природа находится в непрерывном развитии. Процесс эволюции длится уже сотни миллионов лет, и его результаты являются то разнообразие форм живого, которое во многом до конца еще не описано и не классифицировано. Формы живого служат и продуктом и объектом эволюции, т.е. представляют фактическую основу для изучения процесса эволюции любого масштаба. Поэтому, прежде чем перейти в следующих частях книги к изложению закономерностей протекания процесса эволюции, необходимо убедиться в самом факте эволюции живого на Земле, познакомиться с результатами эволюции — основными группами живых организмов — и методами изучения эволюции.

В гл. 4 рассматриваются основные особенности организации и свойства живого, вводятся существенные общепарабиологические понятия, необходимые для дальнейшего понимания курса.

В гл. 5 кратко характеризуются основные этапы эволюции жизни на Земле — от ее зарождения до возникновения современного многообразия форм живого.

В гл. 6 показывается возможность объективного изучения эволюции разными методами, что важно для работы представления об эволюции как о реальном процессе, непосредственными свидетелями которого человек в прошлом не мог быть.

Организация жизни и ее основные характеристики

Для понимания закономерностей эволюции органического мира на Земле необходимо иметь общие представления об объекте эволюции, основных свойствах живого. Для этого необходимо, во-первых, охарактеризовать живые существа с точки зрения их некоторых общих особенностей, во-вторых, выделить основные уровни организации жизни.

4.1. Основные свойства живого

Когда-то считалось, что живое можно отличить от неживого по таким свойствам, как обмен веществ, подвижность, раздражимость, рост, размножение, приспособляемость. Но анализ показал, что порознь все эти свойства встречаются и среди неживой природы, а поэтому не могут рассматриваться как специфические свойства живого. Как это ни странно, но до сих пор нет удовлетворяющего всех определения понятия «жизнь, живое».

Пять аксиом теоретической биологии. В одной из последних и наиболее удачных попыток живое характеризуется следующими особенностями, сформулированными Б.М. Медниковым (1982) в виде аксиом теоретической биологии:

1. Все живые организмы оказываются единством фенотипа и программы для его построения (генотипа), передающейся по наследству из поколения в поколение (*аксиома А. Вейсмана*)¹.

¹ Аксиомы названы по именам ученых, впервые описавших данное явление; приводимые краткие формулировки аксиом не принадлежат этим ученым.

2. Генетическая программа образуется матричным путем. В качестве матрицы, на которой строится ген будущего поколения, используется ген предшествующего поколения (*аксиома Н.К. Кольцова*).

3. В процессе передачи из поколения в поколение генетические программы в результате различных причин изменяются случайно и ненаправленно, и лишь случайно такие изменения могут оказаться удачными в данной среде (*1-я аксиома Ч. Дарвина*).

4. Случайные изменения генетических программ при становлении фенотипа многократно усиливаются (*аксиома Н.В. Тимофеева-Ресовского*).

5. Многократно усиленные изменения генетических программ подвергаются отбору условиями внешней среды (*2-я аксиома Ч. Дарвина*).

Из перечисленных аксиом можно вывести, по-видимому, все основные свойства живой природы. Рассмотрим лишь некоторые свойства, имеющие прямое отношение к процессу эволюционного развития.

Дискретность и целостность — два фундаментальных свойства организации жизни на Земле. Живые объекты в природе относительно обособлены друг от друга (особи, популяции, виды, экосистемы и т.п.). Любая особь многоклеточного животного состоит из клеток, а любая клетка и одноклеточные существа — из определенных органелл. Органеллы состоят из дискретных, обычно высокомолекулярных, органических веществ, которые, в свою очередь, состоят из дискретных атомов, элементарных (тоже дискретных!) частиц. В то же время сложная организация немыслима без

взаимодействия ее частей и структур — без целостности. Целостность биологических систем качественно отличается от целостности неживого прежде всего тем, что целостность живого поддерживается в процессе развития. Живые системы — открытые системы, они постоянно обмениваются веществами и энергией со средой. Для них характерна отрицательная энтропия (возрастание упорядоченности), увеличивающаяся, видимо, в процессе органической эволюции. Вероятно, что в живом проявляется способность к самоорганизации материи.

Среди живых систем нет двух одинаковых особей, популяций и видов. Эта уникальность проявления дискретности и целостности живого основана на замечательном явлении конвариантной редупликации.

Конвариантная редупликация (самовоспроизведение с изменениями), осуществляемая на основе матричного принципа (сумма трех первых аксиом), — это, видимо, единственное специфическое для жизни (в известной нам форме ее существования на Земле) свойство. В основе его лежит уникальная способность к самовоспроизведению основных управляющих систем (ДНК, хромосом и генов). Редупликация определяется матричным принципом (аксиома Кольцова) синтеза макромолекул (рис. 4.1). «Размножение» и рост кристаллов принципиально отличаются от такой редупликации по матричному принципу, не обеспечивая появления практически бесконечного числа новообразований (1-я аксиома Дарвина), передающихся по наследству. Благодаря способности к *самовоспроизведению по матричному принципу* молекулы ДНК смогли выполнить роль носителя наследственности исходных управляющих систем (аксиома Вейсмана). Это свойство нуклеиновых кислот — важная предпосылка эволюции жизни.

Исходные управляющие системы, молекулы ДНК примитивных дискретных живых частиц (вирусы, фаги, бактерии и сходные формы), свободно размножающихся клеток-эукариот, половых клеток многоклеточных организмов обладают относительно высокой степенью стабильности, что обеспечивает возможность идентичного самовоспроизведения (явление наследственности). Эволюционный процесс немыслим без на-

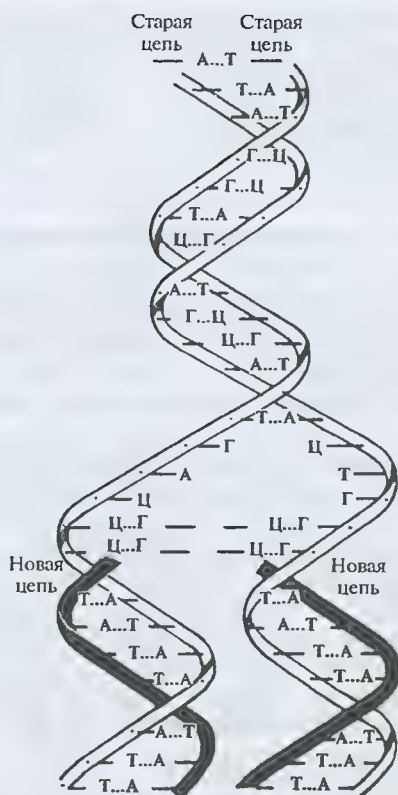


Рис. 4.1. Схемы редупликации ДНК. Процесс связан с разделением пар оснований аденин — тимин (А—Т) и гуанин — цитозин (Г—Ц) и раскручиванием двух цепей исходной спирали. Каждая цепь используется как матрица для синтеза новой цепи (по Дж. Севейджу, 1969).

следственной передачи свойств в ряду поколений.

Подчеркнем еще раз, что при самовоспроизведении управляющих систем в живых организмах происходит не механическое повторение, а воспроизведение с внесением изменений (1-я аксиома Ч. Дарвина). Неизбежность таких изменений вытекает из физико-химических свойств молекул ДНК. Любая достаточно сложная молекулярная и сверхмолекулярная структура обладает ограниченной степенью стабильности. Время от времени она претерпевает структурные изменения в результате движения атомов и молекул. Эти изменения, если не ведут к летальному исходу, будут многократно усиливаться (аксиома Тимофеева-Ресовского) и

затем передаваться по наследству в результате самовоспроизведения по матричному принципу. Конвариантная редупликация означает возможность передачи по наследству дискретных отклонений от исходного состояния, т. е. мутаций.

4.2. Геохимическая роль живого

Возникшее в XX в. учение о биосфере (В.И. Вернадский) позволило глубже понять связь живого с неживым на Земле и вскрыло причины, по которым эволюция живого оказывается неизбежным процессом.

Геохимическая энергия жизни. Биотический потенциал. На земной поверхности нет химической силы «более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом» (В.И. Вернадский). В силу способности живых организмов к размножению происходит как бы «растекание» их по поверхности Земли. В основе этого процесса лежит матричный принцип воспроизведения (аксиома Кольцова): с одной матрицы можно сделать более одной копии. Каждая пара организмов дает гораздо больше потомства, чем выживает до взрослого состояния. Исключений нет ни в животном, ни в растительном мире. Одна особь сельди (*Clupea harengus*) ежегодно мечет в среднем около 40 тыс. икринок, осетр (*Acipenser queldenstaedti*) — по 2 млн икринок в течение многих лет, треска (*Gadus morhua*) — около 10 млн, а зеленая лягушка (*Rana ridibunda*) — около 10 тыс. икринок. Потомство одной пары воробьев за 10 лет теоретически может составить более 200 млрд особей. В ходе развития Земли и в результате возникновения все новых и новых адаптаций живое постепенно захватывало все большие территории, осваивало ранее безжизненные участки. В этом свойстве жизни охватывать всю поверхность Земли проявляется *геохимическая энергия жизни* (В.И. Вернадский).

По расчетам В.И. Вернадского, геохимическая энергия любого существа может быть определена по его способности распространиться на расстояние, равное земному экватору, и покрыть поверхность Земли тонкой пленкой при условии беспрепят-

ственного размножения. Такое условие, естественно, не может быть выполнено, и поэтому геохимическая энергия живого может рассматриваться лишь как некий условный показатель. Бактерия Фишера размером 10^{-12} см³ за 1,5 сут размножения теоретически в состоянии полностью покрыть Землю тонкой пленкой живой массы. Холерный вибрион за 1,6—1,7 сут при размножении мог бы дать живое вещество массой $2,0 \cdot 10^{25}$ г, что равно примерно массе земной коры толщиной до 16 км. Такое же количество вещества могла бы образовать водоросль *Nitzschia putrida* за 24,5 сут размножения, а слон — за 1300 лет (при условии беспрепятственного размножения). При выживании всех растений потомство от одной семянки одуванчика (*Taraxacum officinale*) на второй год составило бы 100 особей, на 5-й год — 10^7 , на 10-й год — 10^{17} . За 10 лет потомство одного одуванчика покрыло бы нашу планету сплошным слоем толщиной в 20 см. Одно растение мака (*Papaver somniferum*) ежегодно дает по 30 тыс. семян, и его потомство могло бы покрыть нашу планету за 3—4 года. Таковы потенциальные возможности этой *прогрессии размножения* (Ч. Дарвин).

Эволюция как условие существования жизни. Давление жизни. Жизнь на Земле выступает как активнейший геохимический фактор. В результате деятельности живых организмов менялись параметры всей Земли (изменялся состав атмосферы, литосферы и гидросферы). Каждое предыдущее изменение оказывалось условием для следующего и создавало все более благоприятные условия для захвата жизнью всей планеты и подчинения процессов круговорота веществ на Земле биологическим законам. Одним из замечательных глобальных результатов деятельности живых организмов явилось также образование *педосферы* — почвенного покрова Земли (В.В. Докучаев).

Как бы ни различались виды по продолжительности жизни, плодовитости, репродуктивным циклам и другим особенностям, определяющим прогрессию размножения, во всех без исключения случаях образуется *избыточная численность* потомства. Избыточная численность потомства — это основа геохимической энергии жизни, с одной стороны, и механизм, неизбежно ведущий к естественному отбору, — с другой. Казалось

бы, в ходе эволюционного процесса организмы легко могли приобрести особенности, снижающие репродуктивные возможности и избавляющие их от жесткой борьбы за существование. Однако всюду наблюдается устойчивое сохранение и развитие форм размножения, обеспечивающих существование постоянного давления жизни. С увеличением численности возрастает и вероятность появления новых наследственных изменений и их комбинаций. Эволюция каждого вида и всей биосферы в целом оказывается как бы «часами» с постоянным самозаводящимся устройством.

Прогрессия размножения приводит к двум важным последствиям: 1) возрастает вероятность появления новых наследственных уклонений; 2) создается *давление жизни* (В.И. Вернадский) и, как следствие, возникает *борьба за существование* (Ч. Дарвин) — фундамент естественного отбора (см. гл. 10).

Все сказанное позволяет заключить, что живое вещество с момента своего возникновения становится активным фактором собственного существования. В конце концов развитие биосферы делает неизбежным возникновение *ноосферы* — сферы разума.

4.3. Системность и организованность жизни

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Жизнь на Земле представлена ядерными и доядерными, одно- и многоклеточными существами; многоклеточные, в свою очередь, представлены грибами, растениями и животными. Любое из этих царств объединяет разнообразие типы, классы, отряды, семейства, роды, виды, популяции и индивидуумы.

Во всем, казалось бы, бесконечном многообразии живого можно выделить несколько разных *уровней организации живого*: молекулярный, клеточный, тканевый, органный, онтогенетический, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный. Перечисленные уровни выделены по удобству изучения. Если же попытаться выделить основные уровни, отражающие не столько уровни изучения, сколько уровни организации жизни на Земле, то основными критериями такого выделения должны быть

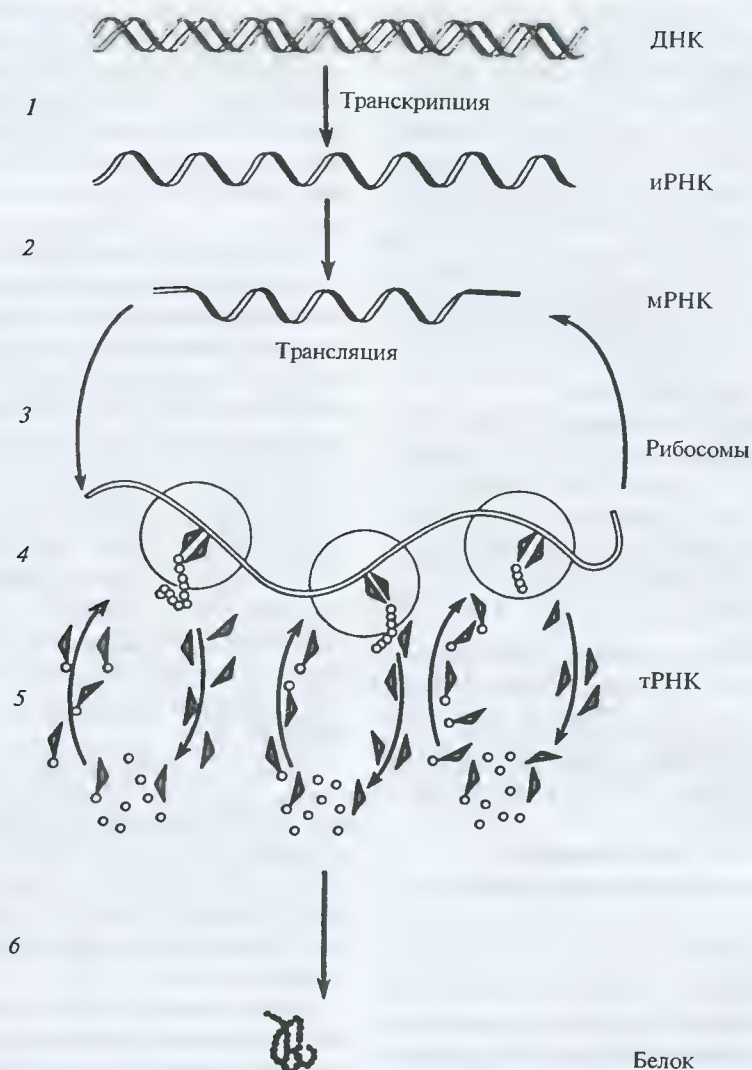
признаны наличие специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений. При этом подходе оказывается необходимым и достаточным выделять молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический уровни (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др.).

Молекулярно-генетический уровень.

При изучении этого уровня достигнута, видимо, наибольшая ясность в определении основных понятий, а также в выявлении элементарных структур и явлений. Развитие хромосомной теории наследственности, анализ мутационного процесса, изучение строения хромосом, фагов и вирусов вскрыли основные черты организации элементарных генетических структур и связанных с ними явлений. Известно, что основные структуры на этом уровне (коды наследственной информации, передаваемой от поколения к поколению) представляют собой ДНК, дифференцированную по длине на элементы кода — триплеты азотистых оснований, образующих гены.

Гены на этом уровне организации жизни представляют элементарные единицы. Основными элементарными явлениями, связанными с генами, можно считать их *локальные структурные изменения* (мутации) и *передачу хранящейся в них информации* внутриклеточным управляющим системам.

Конвариантная редупликация происходит по матричному принципу путем разрыва водородных связей двойной спирали ДНК с участием фермента ДНК-полимеразы (рис. 4.2). Затем каждая из нитей строит себе соответствующую нить, после чего новые нити комплементарно соединяются между собой (см. рис. 4.1). Пиримидиновые и пуриновые основания комплементарных нитей скрепляются водородными связями между собой ДНК-полимеразой. Этот процесс осуществляется очень быстро. Так, на самосборку ДНК кишечной палочки (*Escherichia coli*), состоящей примерно из 40 тыс. пар нуклеотидов, требуется всего 100 с. Генетическая информация переносится из ядра молекулами иРНК в цитоплазму к рибосомам и там участвует в синтезе белка. Белок, содержа-



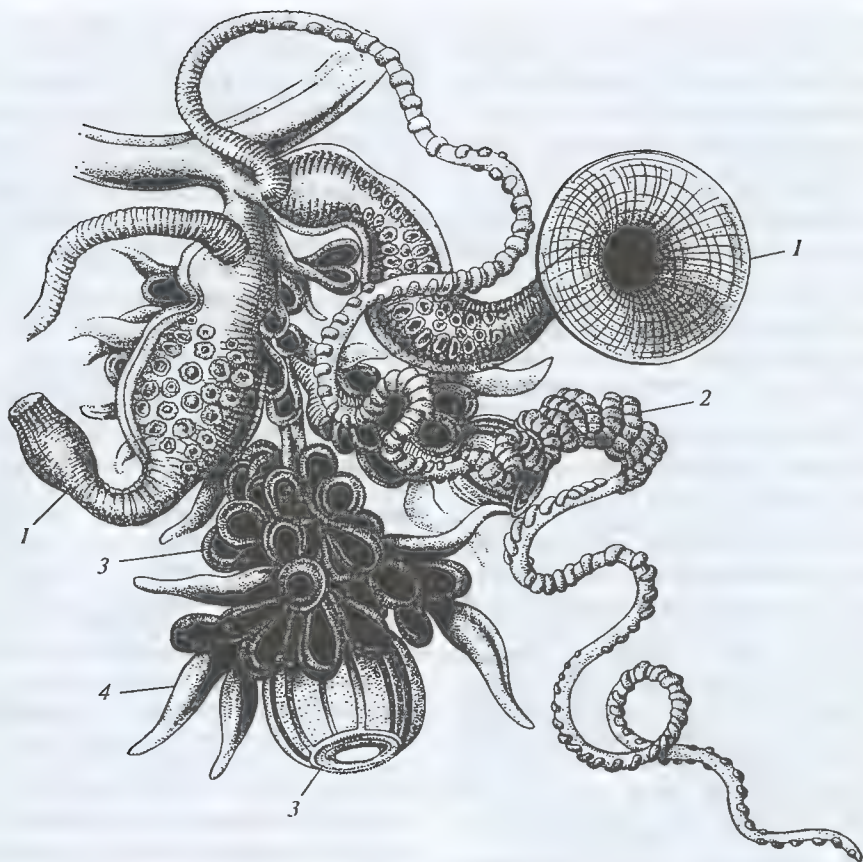
Р и с. 4.2. Схема биосинтеза белка (по А.С. Спирину, 1986):

1 — синтез иРНК (транскрипция), 2—3 — иРНК проходит через поры ядерной мембраны к рибосомам (трансляция), 4 — аминокислоты, соединяясь в определенной последовательности, на РНК образуют фермент, 5—6 — образование белка

ший тысячи аминокислот, в живой клетке синтезируется за 5—6 мин, а у бактерий быстрее.

Основные управляющие системы как при конвариантной редупликации, так и при внутриклеточной передаче информации используют «матричный принцип», т. е. являются матрицами, рядом с которыми строятся соответствующие специфические макромолекулы. В настоящее время успешно де-

шифруется заложенный в структуре нуклеиновых кислот код, служащий матрицей при синтезе специфических белковых структур в клетках. Редупликация, основанная на матричном копировании, сохраняет не только генетическую норму, но и отклонения от нее, т. е. мутации (основа процесса эволюции). Достаточно точное знание молекулярно-генетического уровня — необходимая предпосылка для ясного понимания жизнен-



Р и с. 4.3. Часть колонии сифонофоры *Salacia* (из Э. Геккеля, 1896).

Единая на первый взгляд особь представляет собой колонию. Исходный индивидуум размножается почкованием; отпочковывающиеся особи могут вести самостоятельную жизнь или стать частями материнской колонии. 1 — питающие, 2 — стрекочущие, 3 — половые, 4 — чувствующие группы особей

ных явлений, происходящих на всех остальных уровнях организации жизни.

Онтогенетический уровень — следующая, более комплексная ступень организации жизни на Земле. Прежде чем охарактеризовать явления, происходящие на этом уровне, надо определить понятие «особь». Жизнь всегда представлена в виде дискретных индивидуумов. Это в равной мере присуще микроорганизмам, растениям, грибам и животным, хотя в указанных царствах индивиды имеют различное морфологическое содержание. Так, одноклеточные состоят из ядра, цитоплазмы, множества органелл и мембран, макромолекул и т. д. Сложность индивидуума у многоклеточных во много раз выше, поскольку он образован из миллио-

нов и миллиардов клеток¹. Но одноклеточная и многоклеточная особи обладают системной организацией и регуляцией и выступают как единое целое. *Индивид* (индивидуум, особь) — *элементарная неделимая единица жизни на Земле*. Разделить особь на части без потери «индивидуальности» невозможно. Конечно, в ряде случаев вопрос об определении границ индивида, особи не столь прост и самоочевиден. Например, не вполне ясно, можно ли считать особью отдельные организмы, составляющие колонии коралловых полипов, мшанок, сифонофор. Каждая из таких частей хотя и существует в виде отдельного само-

¹ Иногда клеточный уровень выделяют как особый уровень организации жизни.

стоятельного индивидуума, но зависит от других частей; между отдельными «особями» колонии существует разделение функций и взаимосвязь (рис. 4.3).

Не прост вопрос определения особи у таких комплексных организмов, как лишайники, являющиеся сложным симбиотическим сообществом водорослей, грибов и специфических микроорганизмов. Грибок *Septobasidium* в симбиозе с насекомым-червецом из семейства *Coccidae* дает новое симбиотическое образование — лакк, которое как единый организм введено в культуру человеком. Вопрос о границах индивида у растений, способных к вегетативному размножению, или у животных, размножающихся фрагментацией (например, гидра), не менее сложен. Тополиная роща, выросшая из черенков с одного родительского дерева, генетически одно и то же существо (пока не произойдет какая-либо соматическая мутация, делающая одно из новых растений генетически отличным от остальных). Во многих подобных неопределенных ситуациях приходится придавать понятию «особь» так называемое операциональное значение, указывая в каждом случае, к какой области биологии она относится. С эволюционной точки зрения *особью следует считать все морфофизиологические единицы, происходящие от одной зиготы, гаметы, споры, почки и индивидуально подлежащие действию элементарных эволюционных факторов.*

На онтогенетическом уровне единицей жизни служит особь с момента ее возникновения до смерти. По существу, онтогенез — это процесс развертывания, реализации наследственной информации, закодированной в управляющих структурах зародышевой клетки. На онтогенетическом уровне происходит не только реализация наследственной информации, но и апробация ее посредством проверки согласованности в реализации наследственных признаков и работы управляющих систем во времени и пространстве в пределах особи. Через оценку индивидуума в процессе естественного отбора происходит проверка жизнеспособности данного генотипа.

Онтогенез возник после дополнения конвариантной редупликации новыми этапами развития. В ходе эволюции возникает и постепенно усложняется путь от генотипа к фенотипу, от гена до признака. Как будет показано далее, *возникновение онтогене-*

тических дифференцировок лежит в основе возникновения всех эволюционных новообразований в развитии всякой группы организмов. В ряде экспериментальных эмбриологических работ установлены отдельные закономерности онтогенеза (см. гл. 14). Но все еще не создана общая теория онтогенеза. Мы до сих пор не знаем, почему в онтогенезе строго определенные процессы происходят в должное время и в должном месте. Пока можно предполагать, что *элементарными структурами на онтогенетическом уровне организации жизни служат клетки, а элементарными явлениями — какие-то процессы, связанные с дифференцировкой.* В общей форме ясно также, что онтогенез совершается вследствие работы саморегулирующейся иерархической системы, определяющей согласованную реализацию наследственных свойств и работу управляющих систем в пределах особи.

Популяционно-видовой уровень. Объединение особей в популяции, а популяций в виды по степени генетического и экологического единства приводит к появлению новых свойств и особенностей в живой природе, отличных от свойств молекулярно-генетического и онтогенетического уровней.

Популяция — элементарная структура на популяционно-видовом уровне, а элементарное явление на этом уровне — изменение генотипического состава популяции; элементарный материал на этом уровне — мутации.

Выделены *элементарные факторы, действующие на этом уровне: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор* (см. гл. 9—10). Каждый из этих факторов может оказать то или иное «давление», т. е. степень количественного воздействия на популяцию, и в зависимости от этого вызывать изменения в генотипическом составе популяции.

На популяционно-видовом уровне особую роль приобретают отношения между особями внутри популяции и вида. При этом популяции выступают как элементарные, далее не разложимые эволюционные единицы, представляющие собой генетически открытые системы (особи из разных популяций иногда скрещиваются, и популяции обмениваются генетической информацией). Виды, всегда выступающие как система популяций, являются наименьшими, в природных условиях генетически закрытыми систе-

мами (скрещивание особей разных видов в природе в подавляющем большинстве случаев не ведет к появлению плодовитого потомства). Все это приводит к тому, что *популяции оказываются элементарными единицами, а виды — качественными этапами процесса эволюции*. В целом же на популяционно-видовом уровне реально осуществляется в чреде поколений процесс эволюции.

Популяции и виды как надывидуальные образования способны к существованию в течение длительного времени и к самостоятельному эволюционному развитию. Жизнь отдельной особи при этом находится в зависимости от процессов, протекающих в популяциях и видах, несмотря на то, что состоят из множества особей, целостны. Но их целостность принципиально иная, чем целостность на молекулярно-генетическом и онтогенетическом уровнях. Целостность популяций и видов связана с взаимодействием особей в популяциях и поддерживается обменом генетического материала в процессе полового размножения (в отношении агамных и облигатно-партеногенетических форм этот вопрос требует дальнейшей разработки).

Популяции и виды всегда существуют в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Конкретная среда протекания процесса эволюции, идущего в отдельных популяциях, — биогеоценоз. В то же время биогеоценоз — элементарная единица следующего уровня организации жизни на Земле.

Биогеоценотический (экосистемный) уровень. Популяции разных видов всегда образуют в биосфере Земли сложные сообщества — *биоценозы*. *Биоценоз — совокупность растений, животных, грибов и прокариот, населяющих участок суши или водоема и находящихся в определенных отношениях между собой*. Вместе с конкретными участками земной поверхности (педосферы), занимаемыми биоценозами, и прилегающей атмосферой называются *экосистемами*.

Такие экологические системы (экосистемы) могут быть разного масштаба — от капли воды или муравьиной кучи до экосистемы острова, реки, континента и всей биосферы в целом. *Экосистема — взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией*

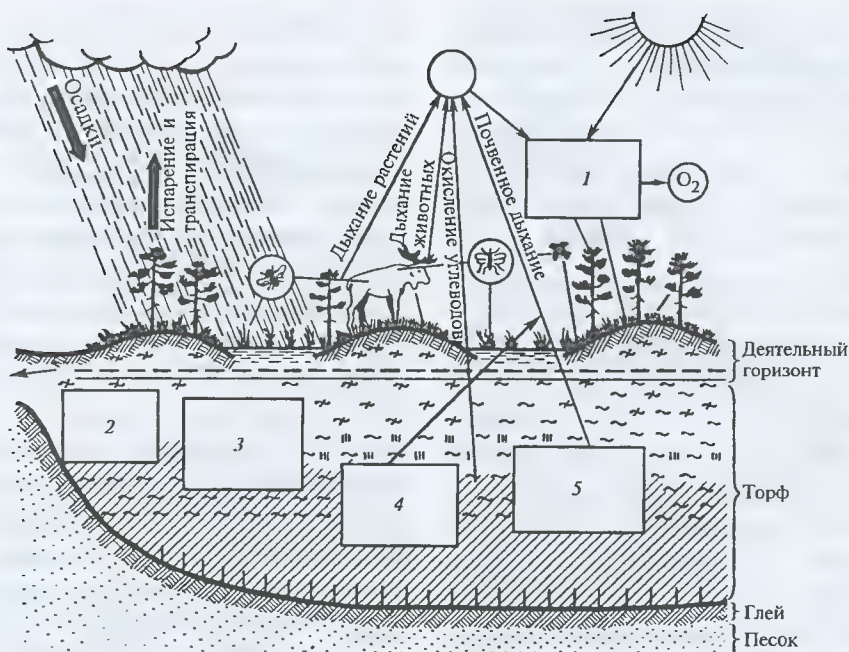
(А. Тенсли, 1935). Экосистема — «безразмерное» понятие, но есть один класс экосистем, имеющих определенные размеры и принципиальное значение как «кирпичики» организации всей биосферы, — *биогеоценозы* (В.Н. Сукачев, Н.В. Тимофеев-Ресовский). *Биогеоценоз — это такая экосистема, внутри которой не проходит биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ*; биогеоценоз — одна из наиболее сложных природных систем. Внешне заметные границы биогеоценозов чаще всего совпадают с границами растительных сообществ (*фитоценозов*).

Все группы экосистемы — продукт совместного исторического развития видов, различающихся по систематическому положению; виды при этом приспосабливаются друг к другу (подробнее см. гл. 19). Первичной основой для сложения биогеоценозов служат растения и прокариоты — продуценты органического вещества (*автотрофы*).

В ходе эволюции до заселения растениями и микроорганизмами определенного пространства биосферы не могло быть и речи о заселении его животными. Растения и прокариоты представляют жизненную среду для животных — гетеротрофов.

Биогеоценозы — среда для эволюции входящих в них популяций. Популяции разных видов в биогеоценозах воздействуют друг на друга по принципу прямой и обратной связи. В целом жизнь биогеоценоза регулируется в основном силами, действующими внутри самой системы, т. е. можно говорить о *саморегуляции* биогеоценоза. Автономность и саморегуляция биогеоценоза определяют его ключевое положение в биосфере нашей планеты как элементарной единицы на биогеоценотическом уровне.

Биогеоценозы, образующие в совокупности биосферу нашей планеты, взаимосвязаны круговоротом веществ и энергии. В этом круговороте жизнь на Земле выступает как ведущий компонент биосферы (В.И. Вернадский, В.Н. Сукачев). Биогеоценоз представляет собой незамкнутую систему, имеющую энергетические «входы» и «выходы», связывающие соседние биогеоценозы (рис. 4.4). Обмен веществ между соседними биогеоценозами может осуществляться в газообразной, жидкой и твердой фазах, а также в форме живого вещества (миграции расселения).



Р и с. 4.4. Схема взаимоотношений компонентов в биогеоценозе участка верхового болота (по Н.И. Пьявченко, 1972):

1 — расход энергии (альбедо, транспирация, испарение, фотосинтез); 2 — подземная фитомасса 5 т/га; 3 — неорганические вещества в метрометровом слое, т/га: азота — 2,8, магния — 0,6, фосфора — 0,7, калия — 0,8; 4 — в 1 г сухого торфа бактерий более 4 млрд экз., грибов более 175 тыс. экз.; 5 — на 1 м² поверхности энхитренд около 270 экз., коллембол около 4000 экз., акарин около 700 экз., нематод около 240 экз.

При эволюционном подходе проявляется тесная связь и взаимообусловленность всех уровней организации жизни. Хотя развитие представлений о системной организации жизни принято относить к 40-м годам XX в., основы их были заложены еще Ч. Дарвином. Именно он четко определял вид как систему, а естественный отбор — как фактор, упорядочивающий организацию жизни (А.А. Малиновский). Представления о биологических системах оказали мощное влияние и на развитие теории систем и кибернетики (К. Шеннон, У. Эшби), а последняя, в свою очередь, способствовала углублению представлений о системной организации жизни (И.И. Шмальгаузен).

4.4. Единство жизни в биосферном круговороте

Жизнь на Земле практически полностью зависит от фотосинтеза. Фиксируя энергию солнечного света в продуктах фотосинтеза, растения выполняют космическую (К.А. Тимирязев) роль — энергетическую очага на Земле. Ежегодно растения образуют до 100 млрд т органических веществ и фиксируют $900 \cdot 10^{15}$ кДж энергии солнечной радиации. При этом растения усваивают из атмосферы до 170 млрд т углекислого газа и разлагают до 130 млрд т воды, выделяя до 115 млрд т свободного кислорода. Таким образом, все биотические компоненты экосистемы разделены на три основные группы: *продуценты* (зеленые растения и организмы, могущие использовать химическую энергию, — хемосинтетики), *консументы*, или потребители (могут быть нескольких трофических уровней), и *редуценты*, или разрушители (организмы, преобразующие, минерализующие органику и тем самым замыкающие биологический круговорот). Все живые организмы, так или иначе используя друг друга, образуют гигантский биологический круговорот биосферы (рис. 4.5). Этот круговорот не полностью замкнут: кроме энергетического входа

тосинтеза, растения выполняют космическую (К.А. Тимирязев) роль — энергетическую очага на Земле. Ежегодно растения образуют до 100 млрд т органических веществ и фиксируют $900 \cdot 10^{15}$ кДж энергии солнечной радиации. При этом растения усваивают из атмосферы до 170 млрд т углекислого газа и разлагают до 130 млрд т воды, выделяя до 115 млрд т свободного кислорода. Таким образом, все биотические компоненты экосистемы разделены на три основные группы: *продуценты* (зеленые растения и организмы, могущие использовать химическую энергию, — хемосинтетики), *консументы*, или потребители (могут быть нескольких трофических уровней), и *редуценты*, или разрушители (организмы, преобразующие, минерализующие органику и тем самым замыкающие биологический круговорот). Все живые организмы, так или иначе используя друг друга, образуют гигантский биологический круговорот биосферы (рис. 4.5). Этот круговорот не полностью замкнут: кроме энергетического входа



Р и с. 4.5. Схема большого биосферного круговорота (по В.А. Радкевичу, 1985).

S — энтропия

(солнечная энергия) он имеет и выход — часть отмирающего органического вещества после разложения микроорганизмами-минерализаторами может попадать в водные растворы и откладываться в виде осадочных пород, а другая часть образует отложения таких биогенных пород, как каменный уголь, торф, сапрпель и т. п.

В этом большом биогеохимическом круговороте вещества и энергии выделяется целый ряд более частных круговоротов веществ — воды, углерода, кислорода, азота, серы, фосфора и др., в ходе которых происходит обмен химических элементов между живыми организмами и неорганической средой.

Существование этих биогеохимических круговоротов определяет облик современных экосистем, устойчивость и саморегуляцию биосферы в целом. Поэтому как бы сложны и многообразны ни были проявления жизни на Земле, все формы жизни связаны между собой через круговорот вещества и энергии. Современный уровень знаний позволил вскрыть основные свойства живого, описать уровни организации жизни на Земле, понять космическую и геохимическую роль живого. Жизнь, при всем многообразии ее проявлений на Земле, — едина, и это единство определяется эволюционным развитием живого на Земле.

ГЛАВА 5

Основные черты и этапы истории жизни на Земле

Отрицание возможности самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной

возможности развития органической природы и жизни в прошлом из неорганической материи. Известно, что на определенной

стадии развития материи жизнь может возникнуть как результат естественных процессов, совершающихся в самой материи.

Элементарные химические процессы на начальных этапах возникновения и развития жизни могли происходить не только на Земле, но и в других частях Вселенной и в разное время. Поэтому не исключается возможность занесения жизни на Землю из Космоса. Однако в изученной пока человеком части Вселенной только на Земле они привели к формированию и расцвету жизни.

5.1. Предпосылки и этапы возникновения жизни

По современным данным Земля образовалась 4,0—4,5 млрд лет назад. 100—600 млн лет понадобилось для ее остывания, образования коры, океанов, первичной атмосферы. Данные радиохимического анализа (по времени распада радиоактивных элементов) м палеомагнитологии совпадают и свидетельствуют, что возраст земной коры составляет около 3,9 млрд лет. По-видимому, жизнь на Земле возникла около 3,8 млрд лет назад.

Признаки деятельности живых организмов обнаружены многократно в *докембрийских породах*, рассеянных по всему земному шару. В Южной Африке (местечко Фиг-Три) обнаружены породы со следами деятельности микроорганизмов, возраст которых более 3,5 млрд лет.

Процессы, предшествовавшие возникновению жизни на Земле, несомненно, совершались на основе тех же физических и химических законов, которые действуют на Земле и ныне. Этот естественнонаучный принцип актуализма позволяет утверждать, что происхождение жизни связано с последовательным протеканием химических реакций на поверхности первичной планеты. Физические и химические свойства воды (высокий дипольный момент, вязкость, теплоемкость и т. д.) и углерода (способность к восстановлению и образованию линейных соединений) определили то, что именно они оказались у колыбели жизни. Химические и физические свойства различных атомов и молекул делали обязательными взаимодействия между ними. Процессы возникнове-

ния жизни путем химических преобразований молекул не имели единичного и неповторяемого характера, а могли протекать в неодинаковых условиях на разных участках поверхности Земли. Какими же могли быть основные этапы химической эволюции жизни?

Химическая эволюция живого. Из водорода, азота и углерода при наличии свободной энергии на Земле должны были возникать сначала простые молекулы: аммиак, метан и подобные соединения. В дальнейшем эти несложные молекулы в первичном океане могли вступать в новые связи между собой и с другими веществами.

С особым успехом, видимо, протекали процессы роста молекул при наличии группы $—N = C = N—$. Эта группа таит в себе большие химические возможности к росту как за счет присоединения к атому углерода атома кислорода, так и путем реагирования с азотистым основанием.

С определенного этапа химической эволюции участие кислорода в этом процессе стало необходимым. В атмосфере Земли кислород мог накапливаться в результате разложения воды и водяного пара под действием ультрафиолетовых лучей Солнца¹. Для превращения восстановленной атмосферы первичной Земли в окисленную потребовалось не меньше 1—1,2 млрд лет (рис. 5.1). С накоплением в атмосфере кислорода восстановленные соединения должны были окисляться, а именно: NH_3 — до NO_3 , CH_4 — до CO_2 , H_2S — до SO_3 . В ряде случаев при окислении CH_4 могли образоваться метиловый спирт, формальдегид, муравьиная кислота и т. д., которые вместе с дождевой водой попадали в первичный океан. Эти вещества, вступая в реакции с аммиаком и цианистым водородом, могли дать на-

¹ Имеются предположения о наличии кислорода до зарождения жизни. Так, кислород вначале мог образовываться путем терморазложения силикатной матрицы при ударах твердых тел о поверхность планеты (это могло приводить к разогреву твердой поверхности до температуры 30 000 К). В породах коры содержание кислорода составляет около 40% массы. Подсчеты показывают, что для обогащения коры с массой $2,4 \cdot 10^{25}$ г требуется $(1+3)10^{24}$ г кислорода. Предполагается, что такое количество кислорода не могло поступить за счет фотосинтеза.



Р и с. 5.1. Эволюция биосферы и атмосферы (из Ю. Одума, 1975). Левая часть кривой должна быть продолжена, по-видимому, до 2,5 млрд лет.

чало аминокислотам и соединениям типа аденина.

В ходе таких и аналогичных им реакций воды первичного океана насыщались разнообразными веществами, образуя *первичный бульон*.

Возможность синтеза аминокислот и других низкомолекулярных органических соединений из неорганических элементов и соединений доказана экспериментально. Так, пропуская электрические разряды или ультрафиолетовое излучение через смесь газов метана и аммиака, при наличии водяного пара удается получать такие сравнительно сложные соединения, как глицин, аланин, аспарагиновая кислота, γ -аминомасляная, янтарная и молочная кислоты и другие низкомолекулярные органические соединения всех четырех основных классов: аминокислоты, нуклеотиды, сахара и жирные кислоты. Возможность такого синтеза была доказана в многочисленных экспериментах с использованием других соотношений исходных газов и видов источника энергии.

Эксперименты в этом направлении оказались перспективными и для выяснения происхождения других веществ. Осуществлен синтез аденина, гуанина, аденозина, аденозинмонофосфата, аденозиндифосфата и аденозинтрифосфата. Путем реакции полимеризации из простых молекул могли быть образованы и более сложные молекулы — белки, липиды, нуклеиновые кислоты и их производные.

Не останавливаясь на других особенностях начальных стадий химической эволюции, заметим, что одной из наиболее важных ее ступеней следует признать *объединение способности к самовоспроизведению полинуклеотидов с каталитической активностью полипептидов*. При возникновении жизни необходимо было участие как полинуклеотидов, так и полипептидов. Свойства каждого из них нуждались в дополнении свойствами другого. Каталитические способности молекул РНК (А.С. Спирин), которые, вероятно, сыграли важную роль в ходе *предбиологической* эволюции, были усилены каталитическими функциями молекул белков. К тому же синтез самих белков путем удлинения пептидной цепочки не имел бы большого успеха без передачи стабильности хранением о нем «информации» в нуклеиновых кислотах. Наибольшие шансы на сохранение имели в ходе *предбиологического отбора* те комплексы, у которых способность к обмену веществ сочеталась со способностью к самовоспроизведению.

Для этого этапа предбиологической эволюции в качестве элементарного объекта эволюции выделяют фракцию макромолекул полинуклеотидов или полипептидов, а в качестве элементарной эволюционирующей единицы — устойчивый «коллектив» макромолекул (связанных между собой процессами синтеза, катализа и др.).



Р и с. 5.2. Возможные пути формирования: А — мембран при образовании коацерватов в первичном бульоне (из М. Кальвина, 1971); Б — образования митохондрий; В — образования клетки эукариот (по Е. Вольпе, 1981)

В дальнейшем усложнении обмена веществ в таких системах существенную роль должны были играть катализаторы (различные органические и неорганические вещества) и пространственно-временные разобщение начальных и конечных продуктов реакции. Вероятно, все это не могло возникнуть до появления мембран. Образование мембранной структуры считается одним из «трудных» этапов предбиологической эволюции. Хотя объединением полинуклеотидов и полипептидов в какой-то степени и была достигнута возможность самосборки системы, однако истинное существо не могло оформиться до возникновения мембранной структуры и ферментов.

Биологические мембраны, как известно, составляют агрегаты белков и липидов, способные разграничить вещества от среды и придать упаковке молекул прочность. Мембраны могли возникнуть или в ходе формирования коацерватов (рис. 5.2), образующихся в воде при соприкосновении двух слабо взаимодействующих полимеров, или при адсорбции полимеров на поверхности глин (см. ниже).

Начальные этапы биологического обмена. Синтетические процессы, протекающие в абиогенной среде, могли быть уси-

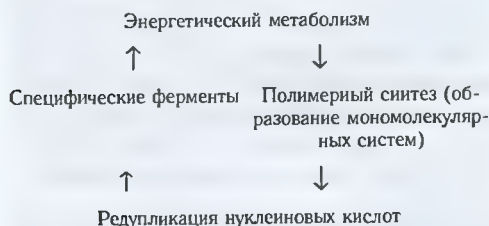
нены в случае их пространственной локализации. Так, в опытах с коацерватами — каплями, обогащенными веществом (от лат. *coacervatio* — накопление), показано, что при помещении их в раствор глюкозо-1-фосфата (Г-1-Ф) они способны интенсивно синтезировать крахмал (если предварительно в коацерваты была введена фосфорилаза). После одновременного введения фосфорилазы и β -амилазы в коацерваты и помещения последних в раствор Г-1-Ф вначале синтезировался крахмал, а затем мальтоза.

Полагают, что в начальных этапах предбиологической эволюции коацерваты, в которых возникла концентрация определенного набора металлов и простых органических веществ, стали основой для перехода к биогенным синтезам. Эти синтезы усиливались и принимали более направленный характер с появлением в коацерватах и АТФ, синтезированной первоначально абиогенным путем. Даже первые живые организмы могли получать АТФ из окружающей среды.

С другой стороны, каталитическая активность коацерватов могла быть усилена и при возникновении комплексов между металлами и органическими соединениями. Так, с внедрением в порфириновое кольцо

ионов железа его каталитическая активность возрастает в 100 раз по сравнению с ионами железа в растворе. В результате такого сочетания, вероятно, появились кофферменты в коацерватах, а затем и субстрат-специфические ферменты, способствовавшие биогенным синтезам. При возникновении ферментов исходно могли быть использованы простые пептиды в комплексе с ионами металлов.

До возникновения истинно живого существа способность к самовоспроизведению не обязательно могла быть связана с точной редупликацией нуклеиновых кислот, так как она осуществлялась очень медленно. Самоудвоение их могло бы быть результатом постоянства соотношения скоростей разных реакций обмена веществ, идущих с участием кофферментов — катализаторов небелковой природы. В последующем, видимо, шел предбиологический отбор коацерватов (А.И. Опарин) и по способности накопления специальных белковоподобных полимеров, ответственных за ускорение химических реакций. Результаты такого отбора могли фиксироваться в строении нуклеиновых кислот путем преимущественного размножения систем, в которых удвоение нуклеиновых кислот осуществлялось с участием ферментов. Все эти изменения привели к возникновению циклического обмена веществ, характерного для живых существ:



В системе коацерватов не исключен и отбор самих нуклеиновых кислот по наиболее удачному сочетанию смысловой последовательности нуклеотидов, т. е. *отбор по генам*. Первый отбор самореплицирующихся молекул РНК должен был идти по скорости и точности репликации — для построения копий нужны были запасы нуклеотидов (аналогия с конкуренцией организмов за пищевые ресурсы). Системы с удачно рабо-

тающей (смысловой) последовательностью нуклеотидов в нуклеиновой кислоте вправе называться живыми.

Другие гипотезы возникновения жизни на Земле. Первые водоемы появились 3,8—4 млрд лет назад, и тогда же в них отложились первые осадочные породы (глинистые минералы). Гипотеза Дж. Бернала говорит об огромной роли глинистых отложений в концентрации органики абиогенного происхождения, а также о значении межзвездного вещества (цианистый водород, оксид углерода, формальдегид и др.), доставляемого на поверхность Земли кометами и метеоритами.

Земля, проходя через пылевое облако в течение 10^5 — 10^6 лет, могла получить вместе с космической пылью 10^8 — 10^{10} т органического материала, что превосходит в количественном отношении современную биомассу нашей планеты. Органическое вещество Земли пополнялось и за счет извержения вулканов. Так, подсчитано, что одно извержение вулкана выбрасывает на Землю до 1000 т органического вещества. Благодаря оседанию на поверхности ультрамикроскопических пылинок разные компоненты космической или вулканической органики могли вступить между собой в реакции, образуя своеобразную оболочку из аминокислот, мочевины и других веществ, используя энергию УФ-лучей. Подобные процессы создавали необходимую концентрацию веществ пространственно и могли способствовать быстрому возникновению живых существ в первичном океане.

Теоретически можно представить и другие пути возникновения жизни. Например, при попадании воды с растворенными в ней аминокислотами на горячий субстрат (мелкие водоемы в застывающей лаве) мог осуществиться процесс полимеризации с образованием протеиноидных микросфер (эксперименты К. Фолсома и Р. Фокса). Сами аминокислоты могли бы выступать в роли катализаторов собственных реакций при образовании полипептидов. Ту же каталитическую роль в возникновении протобионтов могли выполнять молекулы РНК и полипептиды. Способствовать этим процессам могло «самоконструирование» макромолекул

(М. Эйген) при объединении их в более сложные комплексы.

В протобионтах каждый блок или молекула РНК должны были заново синтезироваться из диспергированных в воде молекул. Эра биологической эволюции началась тогда, когда каким-то образом возникли гены.

Хиральная чистота живого. В вопросе о происхождении жизни одним из загадочных остается факт наличия абсолютной хиральной чистоты (от греч. *cheir* — рука): у живых существ — содержание в молекулах белков только «левых» аминокислот, а в нуклеиновых кислотах — «правых» сахаров. Подобное явление могло возникнуть только вследствие утраты предбиологической средой первичной зеркальной симметрии (равное содержание правых и левых изомеров аминокислот и сахаров). Неживой природе присуща тенденция установления зеркальной симметрии (*рацемации*).

Опыты последних лет показали, что только в хирально чистых растворах практически могли возникнуть биологически значимое удлинение цепочки полинуклеотидов и процесс саморепликации. Рацемический полинуклеотид не в состоянии реплицироваться, так как его основания направлены в разные стороны и у него нет спиральной организации. Живые системы организованы так, что тРНК из правых сахаров присоединяют к себе только левые аминокислоты. Поэтому возникновение жизни, по-видимому, включалось до разрушения зеркальной симметрии предбиологической среды (В. Гольданский, Л. Морозов) и появления самореплицирующихся систем. Все живые организмы поддерживают свою хиральную чистоту, и эволюция не снабдила их средствами для обитания в рацемической среде.

Возникновение генетического кода. Аминокислоты и нуклеотиды в растворе случайно соединяются друг с другом с помощью пептидных (для аминокислот) или фосфодиэфирных (для нуклеотидов) связей в линейные структуры — большие полимеры. Так образуются полипептиды (белки) и полинуклеотиды (рибонуклеиновая и дезоксирибонуклеиновая кислоты). Как только полимер образовался, он будет стимулировать образование других полимеров. Полинуклеотиды при этом оказываются матрицей

при реакции полимеризации, и таким образом они определяют последовательность нуклеотидов в новых полинуклеотидах. Например, полимер, состоящий из нуклеотидов полиуредилевой кислоты (*poly U*), оказывается матрицей для синтеза полимера, состоящего из нуклеотидов полиадениловой кислоты (*poly A*) в результате комплементарного связывания соответствующих субъединиц. Новая молекула оказывается как бы слепком с исходной матрицы. По выражению Д. Уотсона, механизм комплементарного матричного копирования «изящен и прост».

Не совсем понятно, почему именно урацил, аденин, цитозин и гуанин оказались теми буквами генетического алфавита, который смог закодировать информацию обо всем живом. Возможно, это чистая случайность, и на месте этих четырех нуклеотидов могли бы быть другие. Молекула РНК обладает также химической индивидуальностью — последовательность нуклеотидов определяет характер свертывания (конформации) молекулы в растворе, различные для каждой последовательности нуклеотидов трехмерные изгибы макромолекулы.

Молекула РНК одноцепочечная, а молекула ДНК имеет две цепочки. Двухцепочечная структура способна репарировать (исправлять) повреждения одной из цепей и поэтому ДНК — более надежный инструмент для хранения и передачи генетической информации. В ходе миллионов лет добиологической эволюции эта способность ДНК была замечена отбором. При возникновении достаточно сложной системы свойство хранения информации приняла ДНК, белки стали катализаторами реакций, а РНК сохранила функцию посредника между ДНК и белками.

Возможность сохранения и передачи информации посредством матричного принципа редупликации привела к возможности создания генотипа и генетического кода, уникальная пространственная структура молекулы (аналог фенотипа) определила возможность действия естественного отбора наиболее подходящих для конкретной ситуации макромолекул.

Природа «нашла» механизм генетического кода, испробовав на протяжении не менее миллиарда лет немыслимое число

разнообразных комбинаций. Без такого механизма, позволяющего сохранять информацию и одновременно (в результате неизбежных время от времени ошибок копирования — мутаций) получать материал для ее изменения, жизнь никогда не возникла бы в той форме, в какой она представлена на Земле.

Все изложенное — не более как правдоподобные гипотезы возможных путей возникновения жизни, и здесь можно ожидать новых интересных открытий. Так, в последние годы показано, что давно известные бактерии, обитающие в горячих источниках, на дне океанов, в желудках некоторых жвачных животных, поглощающие углекислый газ, водород и выделяющие метан (метанообразующие бактерии), сохранили многие черты протобионтов.

В проблеме возникновения жизни на Земле еще много неясного. Занесена ли жизнь на Землю или она здесь возникла? Обнаружение в конце XX в. следов ископаемых прокариот (по-видимому, цианобактерий) в метеоритах вновь оживило интерес к гипотезе панспермии, выдвинутой еще в конце XIX в. С. Аррениусом и поддержанной В.И. Вернадским (он считал жизнь «вечным явлением»), а в наше время — известным микробиологом Г.А. Заварзиним. Однако, учитывая, что все больше фактов и расчетов указывает, что вся наша Вселенная образовалась в результате «большого взрыва» 12—20 млрд лет назад, то гипотеза панспермии не решает проблему возникновения жизни, а лишь переносит место ее возникновения с Земли на другие космические тела и несколько отодвигает срок возникновения жизни.

Другая нерешенная загадка в области происхождения жизни на Земле образно сформулирована Н.Н. Воронцовым: «Складывается впечатление, что буквально сразу после остывания земной коры на нашей планете возникла жизнь. Как будто бы к планете стоило поднести спичку, чтобы на ней вспыхнуло пламя жизни!»¹. Важным был не только сугубо химический, но и экологический аспект появления живого. Жизнь сразу же должна

была существовать в виде экосистем. Неизбежное возрастание биоразнообразия (на протяжении сотен миллионов лет — «микробиального») должно было вести к увеличению устойчивости таких примитивных экосистем, быстрому росту их биопродуктивности и биомассы на планете. Раз возникнув (неважно каким образом), жизнь должна была (в геологическом масштабе времени — мгновенно) охватить всю планету.

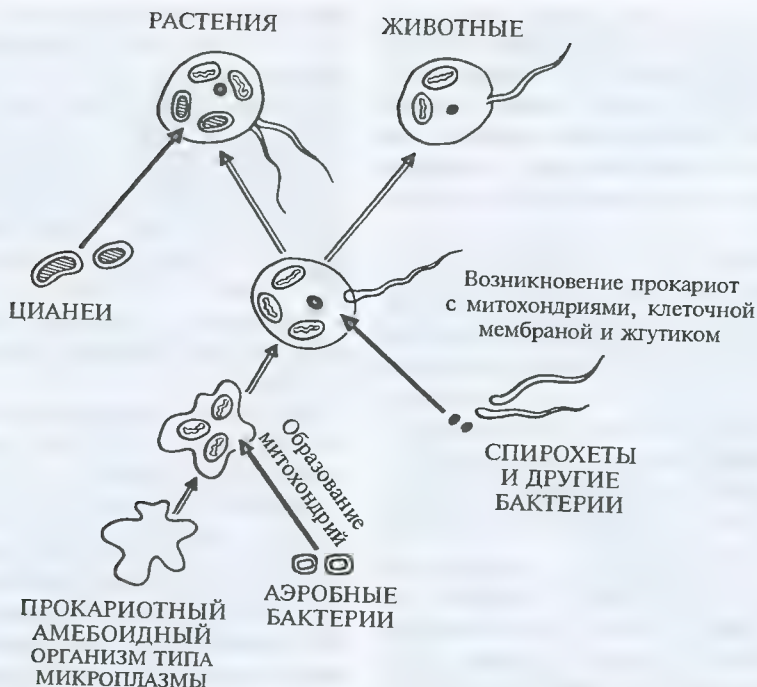
Конечно, в происхождении жизни остается (и всегда будет оставаться) много вопросов.

Прошел ли биологический обмен через коацерватное состояние или первоначально возникает генетический код? Почему некоторые редкие элементы в земной коре (молибден, магний) стали играть большую роль в биологическом обмене, чем обычные элементы (кремний, кальций)? Подобных вопросов много, они ждут своего объяснения. *Но научно достоверной остается возможность возникновения жизни из неорганических веществ посредством действия физических факторов среды и действия предбиологического отбора.* Научно доказанной является возможность усложняющегося взаимодействия элементарных частиц и молекул, приводящего к возникновению самоинструктирующих макромолекул.

5.2. Основные этапы эволюции растений и животных

Большинство исследователей признают, что вскоре после возникновения жизни она разделилась на три корня, которые можно назвать надцарствами. По-видимому, больше всего черт исходных протоорганизмов сохранили архебактерии, которых прежде объединяли с настоящими бактериями — зубактериями. Архебактерии обитают в бескислородных илах, концентрированных растворах солей, горячих вулканических источниках. Второе мощное надцарство — зубактерии. Из третьего корня развилась ветвь организмов, имеющих оформленное ядро с оболочкой, — эукариоты. Есть обоснованная гипотеза (разделяемая все большим числом ученых), что эукариоты возникли в результате симбиоза их предков с пред-

¹Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 2001. С. 604.



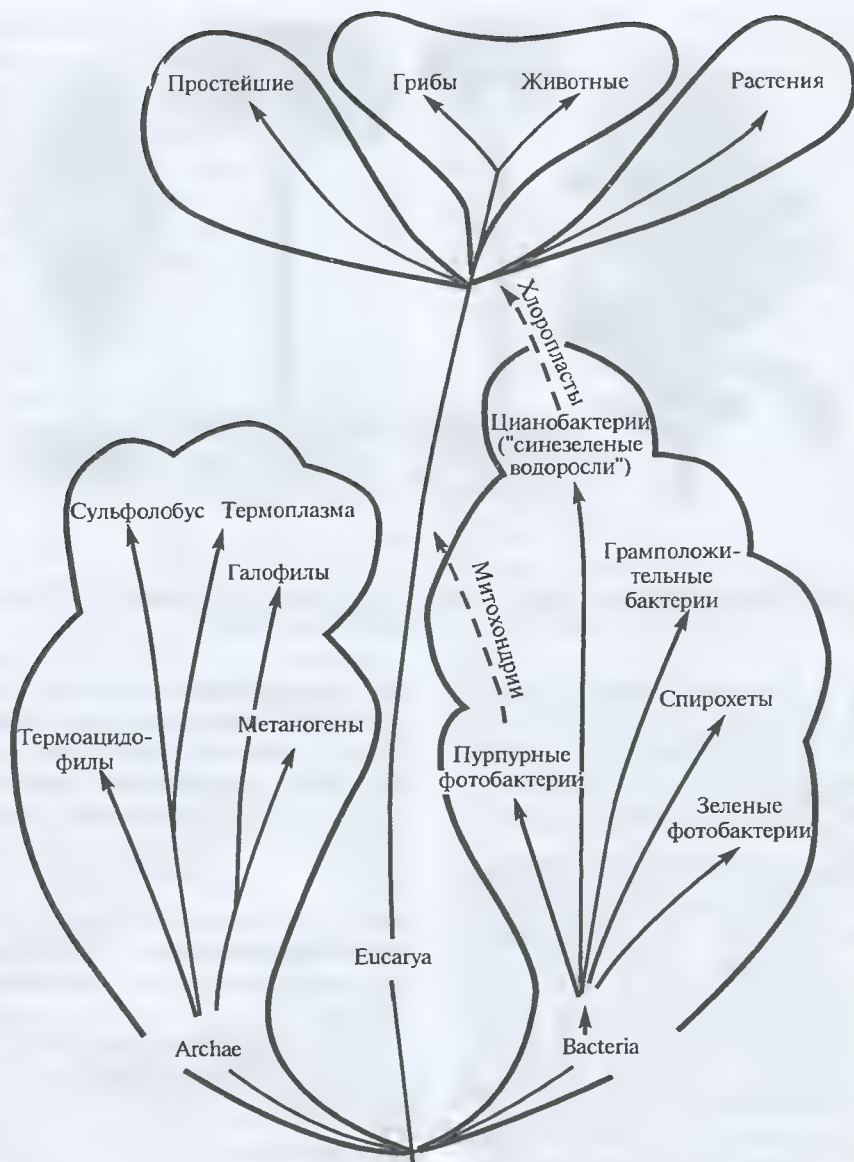
Р и с. 5.3. Одна из схем возможных основных последовательных этапов симбиогенеза при возникновении главных групп живых существ (по А.Л. Тахтаджяну, 1972)

ками митохондрий и хлоропластов — аэробных бактерий и цианобактерий (рис. 5.3). Эта гипотеза дает удовлетворительное объяснение многим чертам сходства в строении и биохимических особенностях органелл — внутриклеточных источников энергии эукариот, — с таковыми свободноживущих прокариот. Колоссальное значение для развития биосферы в целом имело возникновение и распространение одной из групп эубактерий — цианобактерий. Они способны осуществлять оксигенный фотосинтез, и в результате их жизнедеятельности в атмосфере Земли должен был появиться кислород в достаточно больших количествах. Появление кислорода в атмосфере определило возможность последующего развития растений и животных.

Надцарство эукариот очень рано, по-видимому, более чем миллиард лет назад, разделилось на царства животных, растений и грибов. Грибы более близки к животным, чем к растениям (рис. 5.4). До сих пор не вполне ясно положение простейших — следует ли их объединить в единое

царство или же разделить на несколько? Наконец, небольшая группа слизевиков настолько своеобразна, что лишь с трудом может быть включена в царство грибов, с которым его традиционно объединяют. По-видимому, многоклеточность возникла независимо у грибов, растений, кишечнополостных и других животных.

Основные пути эволюции растений. Число видов ныне существующих растений достигает более 500 тыс., из них цветковых примерно 300 тыс. видов. Остатки зеленых водорослей находят в породах архейского возраста (около 3 млрд лет назад). В протерозое в морях обитало много разных представителей зеленых и золотистых водорослей. В это же время, видимо, появились первые прикрепленные ко дну водоросли. Первичные почвообразовательные процессы в протерозое подготовили условия для выхода настоящих растений на сушу. В силуре (435—400 млн лет назад) в царстве растений происходит крупное эволюционное событие: растения (риниофиты) выходят на сушу. В первые периоды палеозоя растения

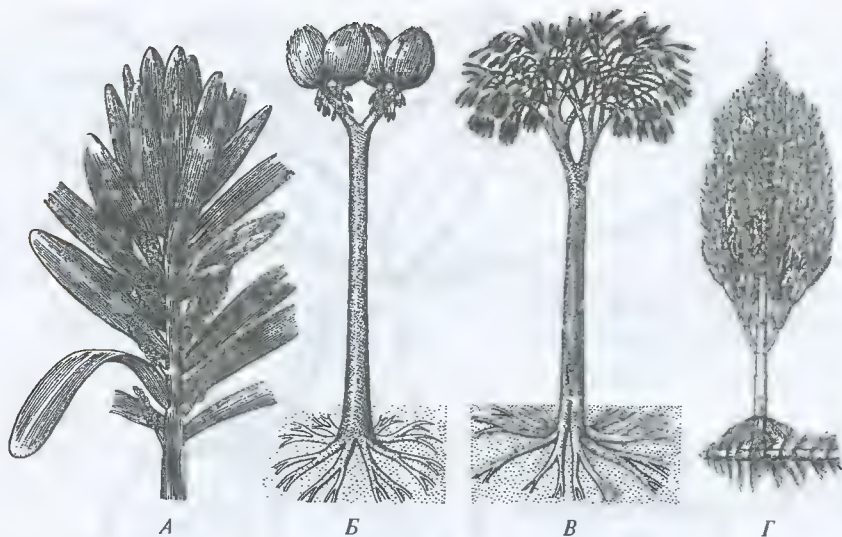


Р и с. 5.4. Схема взаимоотношения основных царств живых организмов (по Б.М. Медникову, 1987)

населяют в основном моря. Среди прикрепленных ко дну встречаются зеленые и бурые водоросли, а в толще воды — диатомовые, золотистые, красные и другие водоросли.

С самого начала эволюции параллельно с настоящими растениями существовали и развивались группы с автотрофным и гетеротрофным питанием, взаимодополняющие друг друга в круговороте веществ. Это спо-

собствовало усилению целостности растительного мира и его относительной автономности. Первичные фототрофные низшие растения были также разнообразны по составу, среди них были группы с содержанием хлорофилла «а» и «b», с высоким содержанием каротиноидов и хлорофилла «с» и, наконец, группы с преобладанием фикобилинов. Вероятно, между этими группами ор-



Р и с. 5.5. Некоторые ископаемые растения карбона: А — кордаит (*Cordaites levis*); Б — сигиллярия (*Sigillaria*); В — лепидодендрон (*Lepidodendron*); Г — каламит (*Calamites*)

ганизмов не было генетического единства. Разнообразие состава первичных фототрофов было вызвано, несомненно, достаточно разнородными условиями существования и позволяло полнее использовать особенности среды.

В конце силура отмечено появление первых наземных растений — псилофитов, которые покрывали сплошным зеленым ковром прибрежные участки суши. Это было важным эволюционным шагом. Происходит перестройка в проводящей системе и покровных тканях: у псилофитов появляются проводящая сосудистая система со слабо дифференцированной ксилемой и флоэмой, кутикула и устьица. Псилофиты оказались и более надежно прикрепленными к субстрату с помощью дихотомически разветвленных нижних осей: у некоторых из них обнаружены примитивные «листья». Псилофиты занимали промежуточное положение между наземными сосудистыми растениями и водорослями: внешне были похожи на водоросли, тело не было дифференцировано на вегетативные органы и имело большую испаряющую поверхность.

Дальнейшая эволюция растений в наземных условиях привела к усилению компактности тела, появлению корней, разви-

тию эпидермальной ткани с толстостенными, пропитанными восковидным веществом клетками, замене трахеид сосудами, изменению способов размножения, распространения и т. д. Самая примитивная сосудистая система состояла из трахеид. Переход от трахеид к сосудам — приспособление к засушливым условиям; с помощью сосудов создается возможность быстрого поднятия воды на большие высоты. Переход к сосудам начался в корнях, стеблях, затем в листьях.

Начальные этапы эволюции наземных растений связаны с возникновением архегонияльных форм — мохообразных, папоротникообразных и голосеменных. У всех этих групп женский половой орган представлен архегонием, а мужской — антеридием. Предполагают, что архегонияльные произошли от бурых или зеленых водорослей. При выходе на сушу защита гаметангиев водорослей от иссушения обеспечивалась преобразованием их в архегоний и антеридий. Этому способствовали изменение формы гаметангиев и образование у них многослойных стенок.

С момента выхода на сушу растения развиваются в двух основных направлениях: гаметофитом и спорофитом. Гаметофит-

ное направление было представлено мохообразными, а спорофитное — остальными высшими растениями, включая цветковые. Спорофитная ветвь оказалась более приспособленной к наземным условиям: особого развития достигает корневая система, усложняется и совершенствуется проводящая система, заметно совершенствуются покровные и механические ткани, а также способы размножения (см. ниже) и создаются возможности для снижения частоты проявления возникающих летальных и других мутаций (в результате диплоидизации организма). В наземных условиях оказались непригодными для размножения свободно плавающие незащищенные половые клетки, здесь для целей размножения формируются споры, разносимые ветром, или семена.

Уже в девоне встречаются пышно развитые леса из прогимноспермов, папоротников и плаунов (рис. 5.5). Эти леса еще более распространяются в карбоне, характеризующемся увлажненным и равномерно теплым климатом в течение всего года. Мощные споровые растения — лепидодендроны и сигиллярии — достигали 40 м высоты. В карбоне же получили развитие первые семенные — голосеменные: птеридоспермы, древесные кордаиты и гинкговые, часть из которых вымирает в перми, около 280 млн лет назад.

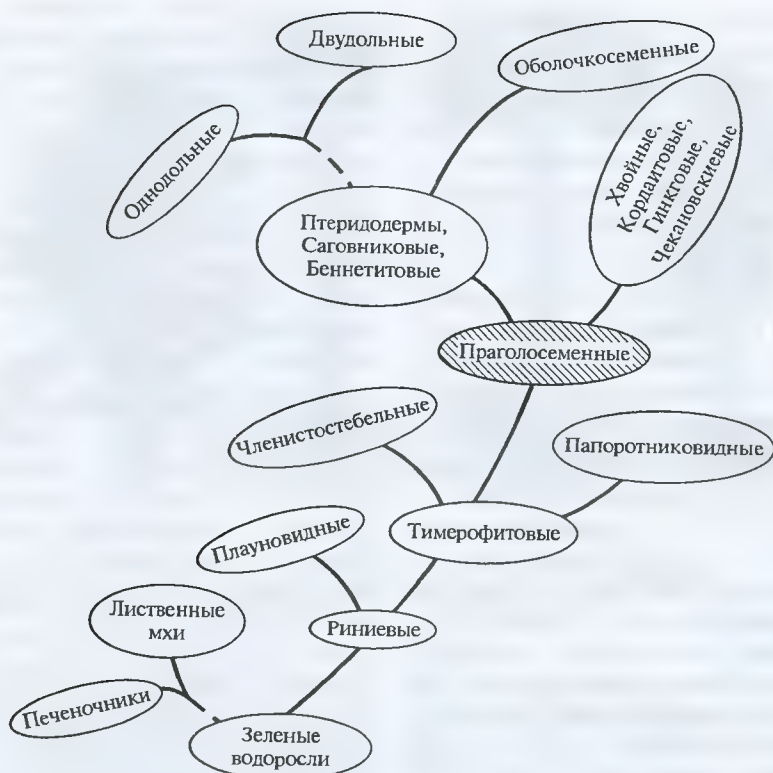
Генеральная линия эволюции папоротникообразных на суше шла по пути преобразования спорофита (бесполое поколение). Он достиг совершенства как по разнообразию форм (деревья и травы), так и по строению. В засушливых условиях гаметофит (половое поколение) стал уже помехой из-за необходимости капельно-жидкой воды для переноса гамет. Поэтому не удивительно, что редукция гаметофита и значительное развитие спорофита в ходе дальнейшей эволюции наземных растений.

Одним из важных эволюционных приобретений считается появление разноспоровых папоротников, предвестников семенных растений. Начиная с лепидодендрона у некоторых плауновидных (селагинелла), папоротников и семенных папоротников закрепляется разноспоровость; в пазухах спорофитов развиваются мега- и микроспорангии. Такое событие отмечено в силуре — девоне, т. е. примерно 400 млн лет назад. Ме-

гаспорангии имели 4 мегаспоры, а микроспорангии — множество микроспор. Дифференциация спорангиев и спор привела к появлению разных размеров гаметофитов (включая и очень мелких) и разобщению мужского и женского гаметофитов, что в конечном итоге оказало влияние на редукцию гаметофита (гаплоидного тела). Редукция гаметофита способствовала удлинению диплоидной фазы развития организма, удлинению и усложнению процессов дифференциации и онтогенеза. Не случайно, что первые разноспоровые достигали гигантских размеров; это сигиллярии, лепидодендроны, гигантские папоротники, каламиты.

Важнейшее событие в жизни голосеменных — превращение мегаспорангия в семязачаток, семязпочку с защитными покровами — интегументами и полное освобождение у всех семенных процесса полового размножения от воды. Микроспорангии у голосеменных превращаются в гнезда пыльника. Спермии большинства голосеменных неподвижны, и перенос их к архегониям осуществляется пыльцевой трубкой. Потеря мужским гаметофитом самостоятельности привела к редукции его до пыльцевой трубки с вегетативным ядром и двумя сперматозоидами. Опыление у голосеменных осуществляется ветром и нередко насекомыми, после оплодотворения семязачаток превращается в семя. Заметим, что семя появляется у семенных папоротников еще в девоне, т. е. задолго до развития цветка. Переход к семенному размножению связан с рядом эволюционных преимуществ; диплоидный зародыш в семенах защищен от неблагоприятных условий наличием покровов и обеспечен пищей, а семена имеют приспособления для распространения животными и др. Эти и другие преимущества способствовали широкому распространению семенных растений.

Непосредственные предки покрытосеменных пока не найдены в ископаемом виде. Считается, что покрытосеменные происходят от беннетитовых (С.В. Мейен). С последними примитивные покрытосеменные сходны наличием общих черт в строении древесины, устьица, пыльцы, энтомофилии и т. п. Прародиной покрытосеменных считают районы с семиаридным или сезонно сухим климатом, где они имели наибольшие



Р и с. 5.6. Филогенез основных групп растений (ориг. рис. С.В. Мейена)

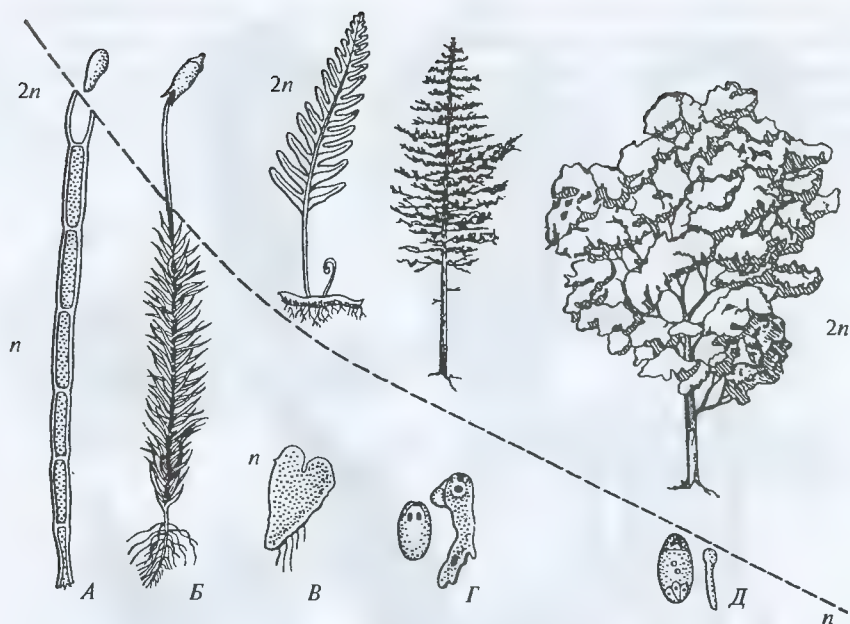
шансы обживать нарушенные экосистемы благодаря высоким темпам генеративного развития и формирования зародыша (Г. Стеббинс). Аналогичными признаками как раз обладали раннемеловые беннетитовые и цикадовые. Есть предположение о появлении признаков, характеризующих цветковые (сосуды в древесине, сетчатое жилкование, завязь, рыльце, двойное оплодотворение), параллельно и порознь у разных родственных и неродственных групп. Цветковые возникают, когда все эти признаки концентрируются в одной группе. Такой путь становления характерен и для других таксонов (см. гл. 17, 20).

Филогенетические взаимоотношения основных групп растений представлены на рис. 5.6.

Цветковые растения, постепенно распространяясь, завоевывают обширные пространства.

В процессе эволюции покрытосеменных цветок (основной отличающий их орган) претерпевает значительные изменения. Ось цветка — цветоножке — постепенно укорачивается, междоузлия сближаются, спиральное расположение частей цветка переходит в циклическое, происходит процесс уменьшения числа гомологичных частей (*олигомеризация*).

Первые примитивные энтомофильные цветки привлекали насекомых обилием пыльцы, что одновременно способствовало перекрестному опылению. Преимущество получили те растения, у которых высокая наследственная пластичность потомства, большая вероятность опыления и завязываемости семян. В дальнейшем отбор растений пошел по пути привлечения опылителей с помощью нектара, аромата, окраски и специализации цветков на опыление определенными видами насекомых. Таким путем



Р и с. 5.7. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения (n): А — водоросли; Б — мхи; В — папоротники; Г — голосеменные; Д — покрытосеменные (по К. Фуллеру и О. Типпе, 1954)

происходило взаимоприспособление растений и животных по соответствующим признакам. При опылении насекомыми повышается возможность свободного скрещивания растений одного вида, что и служит одной из причин высокой эволюционной пластичности цветковых растений. У цветковых (в отличие от голосеменных) даже деревья представлены множеством разнообразных форм. Цветковые также были приспособлены использовать среду путем быстрого развития и накопления органического вещества.

В кайнозой (начало — 66 млн лет назад) вся Европа была покрыта пышными лесами теплого и умеренного климатов, включающими дуб, березу, сосну, каштан, бук, виноград, орех и др. В это время леса достигали наибольшего распространения на Земле. В тропической флоре этого периода были представлены фикусы, лавровые, гвоздичные, эвкалипты, виноград и др.

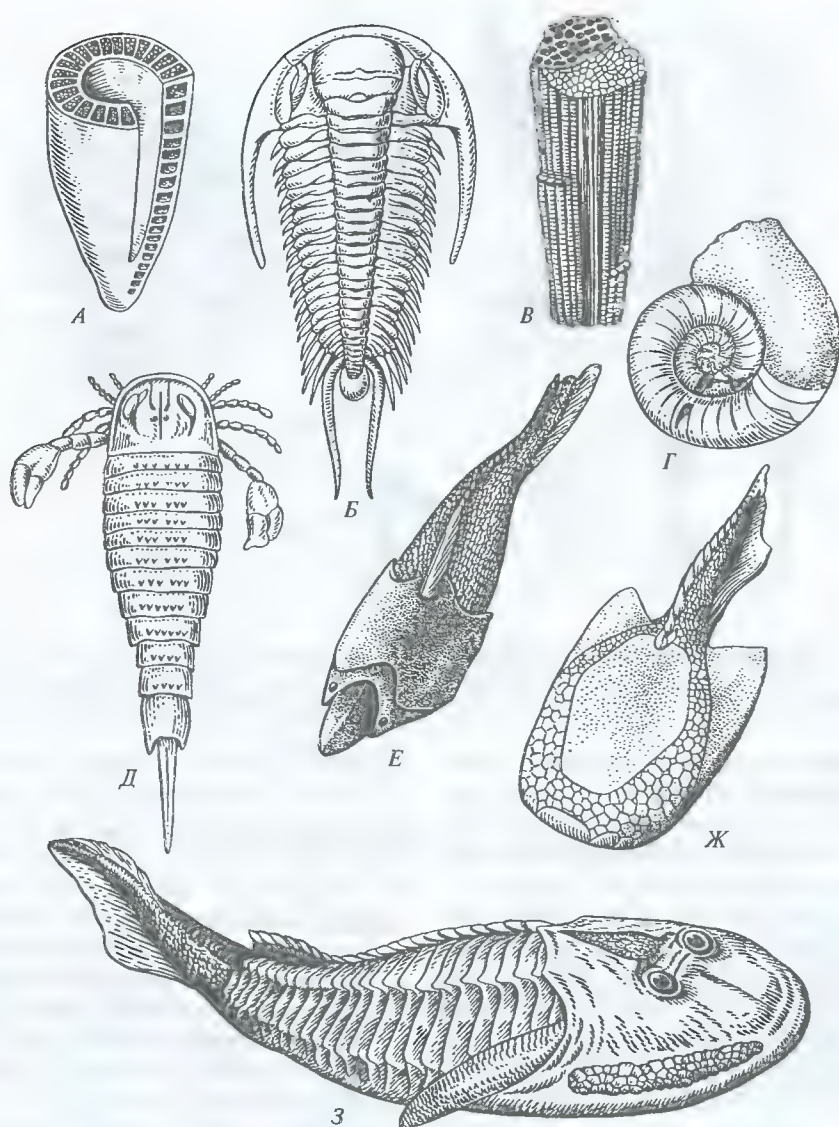
В четвертичном периоде кайнозойской эры (2 млн лет назад) увеличилось количество осадков и наступило оледенение значительной части Земли, вызвавшее отступле-

ние теплолюбивой третичной растительности на юг (а местами полное ее вымирание), возникновение холодоустойчивых травянистых и кустарниковых растений. На огромных территориях завершается начатая в миоцене смена лесов степью, формируется ксерофитная и эфемерная растительность с выраженной сезонностью в цикле развития, складываются современные фитоценозы.

Таким образом, растительность нашей планеты постоянно менялась, приобретая все более современные черты.

Основные черты эволюции царства растений следующие:

1. Переход от гаплоидности к диплоидности. С диплоидизацией организма снижался эффект проявления неблагоприятных мутаций, усиливались морфогенетические потенции организма. У многих водорослей все клетки (кроме зиготы) гаплоидны. У более высокоорганизованных водорослей (бурые и др.) наряду с гаплоидными существуют и диплоидные особи. У мхов преобладает гаплоидное поколение при сравнительно слабом развитии диплоидного. У папоротников преобладает диплоидное поколение, од-



Р и с. 5.8. Фауна кембрия, ордовика и силура: А — скелет археоциат; Б — древнейшее членистоногое — трилобит; В — скелет коралла; Г — раковина головоногого моллюска; Д — ракоскорпион; Е, 3 — древнейшие позвоночные — бесчелюстные (по данным разных авторов из Д.К. Беляева и др., 1967)

нако и у них гаплоидное поколение (гаметофит) еще представлено самостоятельным образованием, у голосеменных и покрытосеменных наблюдается почти полная редукция гаметофита и переход к диплоидной фазе (рис. 5.7).

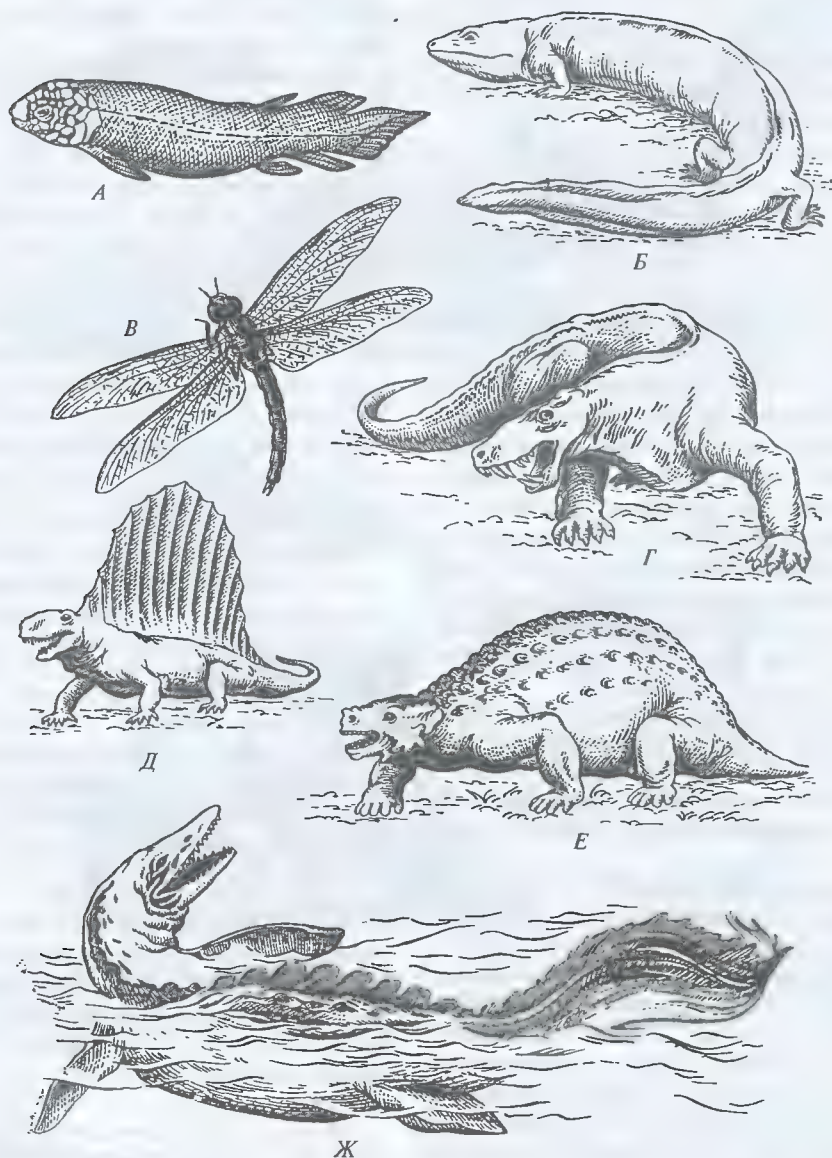
2. Утрата связи процесса полового размножения с наличием капельно-жидкой воды, потеря подвижности мужских гамет, заметная редукция гаметофита и сильное развитие спорофита, переход от наружного оплодотворения к внутреннему, возникновение цветка и двойного оплодотворения.

3. Дифференциация тела с переходом к наземным условиям: деление на корень, стебель и лист, развитие сети проводящей системы, совершенствование покровных, механических и других тканей.

4. Специализация опыления (с помощью насекомых) и распространение семян и

плодов животными. Усиление защиты зародыша от неблагоприятных условий: обеспечение пищей, образование покровов и др.

Основные пути эволюции животных. Царство животных не менее разнообразно, чем царство растений, а по числу видов животные превосходят растения. Описано око-



Р и с. 5.9. Фауна девона, кембрия и перми: А — двоякодышащая рыба, Б — стегоцефал; В — стрекозоподобное насекомое; Г—Ж — древнейшие пресмыкающиеся (по данным разных авторов из Д.К. Беляева и др., 1967)

ло 1 млн 200 тыс. видов животных (из них около 900 тыс. видов — членистоногих, 110 тыс. — моллюсков, 42 тыс. — хордовых животных) и считается, что это может быть лишь половина существующих видов.

Возникновение животных в ископаемых остатках не прослеживается. Первые останки животных находят в морских отложениях протерозоя, возраст которых превышает 1 млрд лет. Первые многоклеточные животные представлены сразу несколькими типами: губки, кишечнополостные, плеченогие, членистоногие.

В морях кембрийского периода уже существовали все основные типы животных. Облик фауны определяли многочисленные хелицеровые (похожие на современных мечехвостов), губки, кораллы, иглокожие, разнообразные моллюски, плеченогие, трилобиты (рис. 5.8). После кембрия эволюция животных характеризовалась лишь специализацией и совершенствованием основных типов. Исключение составляют позвоночные, останки которых обнаружены в ордовике. Это были так называемые щитковые — существа, отдаленно сходные с современными круглоротыми (миноги, миксины), но покрытые со спинной стороны мощно развитыми костными пластинами. Предполагают, что они защищали первых мелких (около 10 см длиной) позвоночных от огромных хищных ракообразных:

В теплых и мелководных морях ордовика обитали многочисленные кораллы, значительного развития достигали головоногие моллюски — существа, похожие на современных кальмаров, длиной в несколько метров.

Силурийский период ознаменовался важными событиями не только для растений, но и для животных. Появились животные, дышащие воздухом. Первыми обитателями суши были паукообразные, напоминавшие по строению современных скорпионов. Тем временем в водоемах происходило бурное развитие разнообразных низших позвоночных, прежде всего панцирных рыб. Предполагается, что первые позвоночные возникли в мелководных пресных водоемах. Постепенно, в течение девона, эти пресноводные формы завоевывают моря и океаны. В девоне же возникают двоякодышащие,

кистеперые и лучеперые рыбы. Все они были приспособлены к дыханию в воде. До наших дней дожили некоторые виды двоякодышащих (рис. 5.9), лучеперые дали начало современным костистым рыбам, а кистеперые — первичным земноводным (стегоцефалам). Стегоцефалы появились в верхнем девоне; примерно в это же время возникает другая чрезвычайно прогрессивная группа животных — насекомые.

В развитии линий позвоночных и беспозвоночных проявились две разные тенденции в решении одних и тех же задач. Переход в воздушную среду из водной потребовал укрепления основных несущих органов и всего тела в целом. У позвоночных роль каркаса играет внутренний скелет, у высших форм беспозвоночных — членистоногих — наружный скелет. Развитие в среде, требовавшей все более сложных поведенческих реакций, решалось в этих двух ветвях древа жизни двумя принципиально разными способами. У насекомых чрезвычайно сложная нервная система, с разбросанными по всему телу огромными и относительно самостоятельными нервными центрами, преобладание врожденных реакций над приобретенными. У позвоночных — развитие огромного головного мозга и преобладание условных рефлексов над безусловными.

В каменноугольном периоде появляются первые пресмыкающиеся, что определило начало активного завоевания суши позвоночными. Рептилии благодаря сухим прочным покровам, яйцам, покрытым твердой скорлупой и не боящимся высыхания, были мало связаны с водоемами. В этом периоде возникают и достигают значительного развития такие древнейшие группы насекомых, как стрекозы и тараканы.

В пермском периоде начинают исчезать стегоцефалы и широко распространяются различные рептилии. От примитивных рептилий из группы цельночерепных в это время развивается ветвь пеликозавров, приведшая несколько позже — через терапсид — к возникновению млекопитающих.

В конце палеозоя происходит значительное иссушение климата. Поэтому бурное развитие претерпевают разнообразие рептилий; до наших дней из триасовых рептилий дожили гаттерия и черепахи. Некоторые рептилии становятся хищниками, дру-

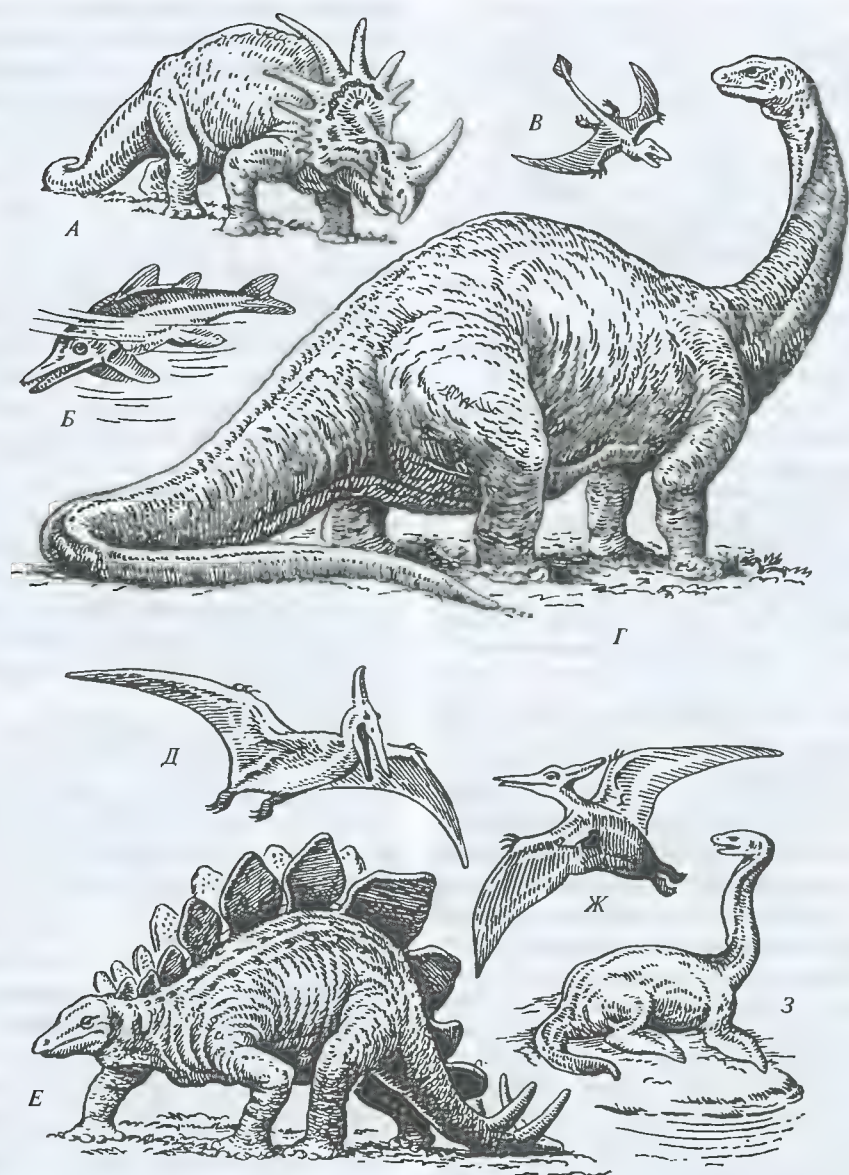


Рис. 5.10. Некоторые пресмыкающиеся мезозоя: А — рогатый динозавр; Б — ихтиозавр; В — летающий хвостатый ящер; Г — бронтозавр; Д, Ж — летающие бесхвостые ящеры; Е — стегозавр; З — плезиозавр (по данным разных авторов из Д.К. Беляева и др., 1967)

гие — растительноядными, третьи — вторично возвращаются в водную среду (рис. 5.10), обеспечивающую им пищу в виде многочисленных форм костистых рыб и головоногих моллюсков. Однако особенно сильного развития достигают морские рептилии в юре (ихтиозавры, плезиозавры). То-

гда же пресмыкающиеся осваивают и воздушную среду — возникают птерозавры, видимо, охотившиеся на многочисленных и крупных насекомых. В триасе от одной из ветвей рептилий возникают птицы; первые птицы причудливо сочетали признаки рептилий и птиц (см. рис. 6.3).



Р и с. 5.11. Схема максимального распространения покровного оледенения в Европе в плейстоцене. Последнее мощное оледенение, покрывавшее всю Скандинавию и часть Прибалтики, окончилось лишь около 10 тыс. лет назад:

1 — 230 тыс. лет назад; 2 — 100 тыс. лет назад; 3 — 65—50 тыс. лет назад; 4 — 23 тыс. лет назад; 5 — 11 тыс. лет назад (по данным разных авторов)

В меловом периоде продолжается специализация рептилий: возникают гигантские растительноядные динозавры, встречаются летающие ящеры с размахом крыльев до 20 м. Знаменательные события происходят и в мире насекомых — начинается активная сопряженная эволюция энтомофильных растений и насекомых-опылителей. Происходит процесс вымирания аммонитов, белемнитов, морских ящеров. В связи с сокращением пространств, занятых богатой прибрежной растительностью, вымирают растительноядные динозавры, а следом — и охотившиеся на них хищные динозавры. Лишь в тропическом поясе сохраняются крупные рептилии (крокодилы). В условиях похолодания исключительные преимущества получают теплокровные животные — птицы и млекопитающие, которые пышно расцветают лишь в следующем периоде — кайнозое.

Кайнозой — время расцвета насекомых, птиц и млекопитающих. В конце мезозоя возникают плацентарные млекопитающие. В палеоцене и эоцене от насекомых происходят первые хищники. В это же время или несколько позже первые млекопитающие начинают завоевывать море (ки-тообразные, ластоногие, сиреновые). От

древних хищных происходят копытные, от насекомоядных обособляется отряд приматов. К концу неогена встречаются уже все современные семейства млекопитающих, на обширных открытых пространствах саванн Африки появляются многочисленные формы обезьян, многие из которых переходят к прямохождению. Одна из групп таких обезьян — австралопитеки — дала ветви, ведущие к роду *Homo* (см. гл. 18).

В кайнозое особенно четко проявляются тенденции в развитии самых прогрессивных ветвей древа жизни животных, ведущих к возникновению стайного, стадного образа жизни (что стало ступенькой к возникновению социальной формы движения материи).

В четвертичном, или антропогеном, периоде кайнозоя наблюдались резкие изменения климата нашей планеты, в основном связанные с постепенным похолоданием. На этом общем фоне неоднократно повторялись фазы особенно резкого похолодания, при которых в средних широтах Северного полушария возникали значительные оледенения суши.

Максимального распространения материковые оледенения достигали во время среднего плейстоцена — около 250 тыс. лет назад. На территории Европы в плейстоцене насчитывается по крайней мере пять таких ледниковых периодов (рис. 5.11).

Огромное значение для эволюции современной фауны имело то обстоятельство, что одновременно с наступлением ледниковых периодов происходили значительные колебания уровня Мирового океана: в разные периоды этот уровень понижался или повышался на сотни метров сравнительно с современным. При таких колебаниях уровня океана могла обнажаться большая часть материковой отмели Северной Америки и Северной Евразии. Это, в свою очередь, вело к появлению сухопутных «мостов» типа Берингской суши, соединявшей Северную Америку и Северную Евразию, соединению Британских островов с европейским материком и т. п. В Европе 5—6 тыс. лет назад климат был заметно теплее современного. Однако эти изменения климата уже не играли столь значительной роли в изменении видового состава животного мира, какую стал играть Человек, не только уничтоживший многие виды животных и

растений (по некоторым подсчетам, человек к середине XX в. уничтожил более 200 видов животных), но и создавший новых домашних животных и ставящий сейчас грандиозную задачу управления эволюционным процессом.

В эволюции животных можно наметить несколько магистральных направлений развития адаптации:

1. Возникновение многоклеточности и все большее дифференцирование всех систем органов.

2. Возникновение твердого скелета (наружного — у членистоногих, внутреннего — у позвоночных).

3. Развитие центральной нервной системы. Два разных и чрезвычайно эффективных эволюционных «решения»: у позвоночных развитие головного мозга, основанного на обучении и условных рефлексах, и возрастание ценности отдельных особей; у насекомых — развитие нервной системы, связанной с наследственным закреплением типов реакций по типу инстинктов.

4. Развитие социальности в ряде ветвей древа животных, с разных сторон подходящих к рубежу, отделяющему биологическую форму движения материи от социальной формы движения. Перешагнуть этот рубеж смогла лишь одна ветвь приматов — род Человек.

5.3. Основные этапы эволюции биосферы в целом

Возможно, что первичные организмы на Земле были гетеротрофами, так как использовали в качестве пищи органические вещества первичного бульона. Они были способны утилизировать самые различные восстановленные субстраты, которых должно было быть немало 4 млрд. лет назад на поверхности Земли (H_2 , H_2S , F^{++} , NH_3 , NO^{-2} , абиогенная органика). Уже на самых ранних этапах эволюции органического мира должен был возникнуть процесс фотофосфорилирования (В.П. Скулачев). При этом первичные фотосинтетики не производили кислорода. Этот этап эволюции сегодня представлен зелеными и пурпурными бактериями.

2,5 млрд лет назад с возникновением цианобактерий положение изменилось. В результате фотосинтеза впервые стал возникать и накапливаться в атмосфере Земли кислород (см. рис. 5.1).

Благодаря фотосинтезу в каждый последующий этап в органическом веществе, находящемся на поверхности Земли, накапливалось все больше и больше энергии солнечного света. Это способствовало ускорению биологического круговорота веществ и ускорению эволюции в целом.

Около 2 млрд лет назад концентрация кислорода в атмосфере достигла 1 % современной. Это сделало возможным появление более крупных, чем бактериальные, эукариотных организмов (Б.М. Медников).

Первичные экосистемы были, несомненно, связаны с водой. В последние годы внимание микробиологов привлекли цианобактериальные «маты» — пласты микробного происхождения, располагающиеся на ровных увлажненных пространствах в некоторых прибрежных районах. Предполагается, что подобные маты могли представлять первый живой покров нашей планеты в докембрии и явились основой для развития почвы в будущем. Возможно, тогда существовал единый цианобактериальный мат «от моря и до моря» (Г.А. Заварзин) — первая наземная экосистема планеты.

В процессе эволюции биосферы очень скоро определилась ее «двухслойная» структура — бактериально-микробное «основание» и эукариотная «надстройка» (Г.А. Заварзин). «Основание» неизмеримо более устойчиво, и даже в наше время спустя 3,9 млрд лет после начала эволюции биосферы мы обнаруживаем точно такие же микробные сообщества, которые были характерны для ранних этапов эволюции биосферы (в основном вокруг горячих источников — гидротермов — на суше и в глубинах океана). Это бактериально-микробное основание биосферы было преобладающим на протяжении сотен миллионов лет (табл. 5.1).

Первые растения — зеленые водоросли — обнаружены в отложениях архея (около 3 млрд лет назад). Первые животные пока в ископаемом виде не обнаружены, и в

верхнем протерозое, особенно в венде (около 1,5 млрд лет назад), появляются многоклеточные кишечнополостные, членистоногие и иглокожие. В венде же появились первые растительноядные организмы (амебы, инфузории, грибы), что сразу же усложнило существовавшие прежде экосистемы консументами первого порядка.

Возникновение многоклеточных организмов сопровождалось повышением устойчивости экосистем и открыло возможности для их развития в разных направлениях.

В начале палеозоя, в кембрии, сразу в нескольких группах организмов возникают минерализованные скелеты (из кремния, стронция, кальция, апатита, хитина, спонгина). Эта «скелетная революция» (Б.М. Медников) могла означать только появление в экосистемах консументов второго порядка — хищников, что было одной из главных причин резкого увеличения многообразия экосистем. Другая возможная причина — появление более совершенных организмов-фильтраторов (А.Г. Пономаренко). Без существования таких живых фильтров водоемы, включая Мировой океан, были бы очень мутными, с совершенно иными физико-химическими характеристиками. Органическое вещество, транспортируемое в фекалиях (пеллетах) на дно водоемов, в результате работы фильтраторов обогащало донные осадки, создавало условия для развития богатых донных экосистем. Это было причиной развития многообразия трилобитов и приапулид. Только начиная с ордовика — следующего за кембрием подразделения палеозоя (см. табл. 5.1) — начинает формироваться разнообразная фауна экосистем, связанная с освоением самой толщи воды.

С освоением водоемов живыми организмами гидросфера планеты превращается из косной в *биокосную*. Но если по отношению к почвам представление об их биокосном характере прочно вошло в науку, аналогичные взгляды об океане (Л.А. Зенкевич) пока недостаточно развиты.

Появление и распространение сосудистых растений в силуре и девоне сыграло важную роль не только для дальнейшего из-

менения газового состава атмосферы, но и для уменьшения эрозии суши и стабилизации линии раздела суши и водоемов. Возникновение наземных растений, способных к вертикальному росту, позволило фотосинтезирующим структурам биосферы располагаться в трехмерном пространстве, что резко интенсифицировало весь процесс фотосинтеза. Развитие наземной растительности привело к существенному усложнению наземных экосистем (развитие почвы, корневой системы, гниющей растительной подстилки, накопление больших запасов биомассы).

Но в то же время потребовались сотни миллионов лет, чтобы в экосистемах того периода возникло достаточное число *консументов зеленой массы*. Поэтому *огромное количество органического вещества* оказывалось непотребленным и *выводилось из биотического круговорота* в виде дошедших до нас биогенных горючих ископаемых — каменного угля, нефти, горючих сланцев.

Одним из революционных моментов в дальнейшем развитии экосистем биосферы Земли явилось, по-видимому, возникновение в середине мелового периода однолетних травянистых растений. Они в сочетании с быстро эволюционировавшими вслед за ними животными и грибами способствовали *резкому ускорению круговорота биогенов* в экосистемах.

На границе мезозоя и палеозоя (см. табл. 5.1) произошло резкое сокращение биоразнообразия морской биоты — число семейств морских организмов уменьшилось за несколько десятков миллионов лет вдвое. Причины этого пока неясны, тем более что такого кризиса в это время не прослеживается в наземных экосистемах.

Впоследствии, в мезозое и кайнозое, неоднократно наблюдались кризисы биоразнообразия меньшего масштаба. Тогда на протяжении исторически коротких отрезков времени (нескольких миллионов лет) исчезло до четверти ранее встречавшихся таксонов. Есть немало предположений о причинах таких кризисов, но ни одно из них не может считаться достаточно доказанным и исчерпывающим.

Т а б л и ц а 5.1. Общая геохронологическая и стратиграфическая шкала Земли

Эон	Эра	Период (система)	Эпоха (отдел)	Изотопные датировки, млн. лет	Характерные формы жизни
Фанерозой	Кайнозой	Четвертичный	Голоцен Плейстоцен	1,8	Развитие рода <i>Homo</i>
		Неоген	Плиоцен	25 ± 2	Возникновение современных семейств млекопитающих, формирование современной флоры
		Палеоген	Миоцен Олигоцен Эоцен Палеоцен	66 ± 3	Расцвет млекопитающих и птиц
	Мезозой	Мел		136 ± 5	Развитие цветковых растений, расцвет насекомых, вымирание многих рептилий
		Юра		190—195 ± 5	Господство рептилий на суше, в воде и воздухе. Возникновение покрытосеменных и птиц
		Триас		230 ± 10	Расцвет рептилий, распространение голосеменных, появление млекопитающих
	Палеозой	Пермь			Появление голосеменных, распространение рептилий
		Карбон		280 ± 10	Распространение лесов, расцвет амфибий, появление летающих насекомых, возникновение рептилий
		Девон		345 ± 10	Господство рыб, возникновение насекомых и амфибий, появление лесов из папоротников и плаунов
		Силур		400 ± 10	Выход растений и беспозвоночных на сушу
		Ордовик		435 ± 10	Появление первых позвоночных — бесчелюстных
		Кембрий		490 ± 15	Развитие беспозвоночных, появление высших растений
	Протерозой	Венд		570 ± 20	Появление кишечнополостных, членистоногих, иглокожих
		Рифей		650—690 ± 20	Появление эукариот, многоклеточных растений и животных
		Карелий		1650 ± 50	Развитие низших растений
Криптозой	Архей			2500 ± 100	Зарождение жизни, появление прокариот. Господство бактерий и синезеленых, появление зеленых водорослей
				Более 3500	

В процессе эволюции жизни на Земле важным шагом было образование *биотического круговорота* — создание таких экосистем, в которых одна и та же порция вещества могла многократно использоваться. Это стало возможным, когда экосистемы включили не только организмы-автотрофы (хемо- и фотосинтетиков), но и гетеротрофы. Так возникла вся *триада продуцентов* (производителей) — *консументов* (потребителей) — *редуцентов* (разрушителей, минерализаторов). Важнейшим направлением дальнейшей эволюции экосистем стало уменьшение потери вещества из биотических круговоротов, а также интенсификация миграции химических элементов. Такая интенсификация биологического круговорота веществ у животных выражается, например, в возникновении теплокровности (млекопитающие затрачивают на создание своей биомассы всего около 1% потребленного ими вещества) и в возникновении однолетних травянистых растений (В.А. Межжерин, А.П. Хохряков).

Как бы то ни было, *в процессе развития жизни на нашей планете в целом происходило усложнение экосистем*, сопровождающееся возрастанием числа одновременно существующих видов, экспансией жизни, охватывающей ныне всю поверхность планеты, усиливающейся дифференциацией этой живой оболочки на биогеогра-

фические области, биомы, формации. Результатом миллиардов лет эволюции экосистем является современная биосфера Земли, дифференцированная на множество биогеоценозов и включающая более десятка миллионов ныне живущих видов. По-видимому, одним из результатов дифференциации биосферы в ходе эволюции должно было быть и повышение устойчивости биосферы в целом. Но этот вывод, как и многие другие заключения в области выяснения закономерностей и основных черт эволюции биосферы и составляющих ее экосистем, является пока в значительной степени еще умозрительным, предварительным и требует серьезного обоснования.

В целом, можно сказать, основными чертами эволюции биосферы Земли были следующие:

- общее усложнение экосистем и возрастание «суммы жизни»;
- возникновение биотического круговорота веществ, осуществляемого с помощью цепочки взаимосвязанных продуцентов — консументов — редуцентов;
- накопление массы органического вещества;
- все более полное освоение живым веществом косного, возникновение биокосных экосистем (почва, современный океан);
- циклический и периодический характер нарастания биоразнообразия.

До сих пор остаются гипотетичными конкретные пути возникновения жизни на Земле. Однако возможность возникновения живого на основе процессов химической эволюции через предбиологическую стадию научно доказана.

Все царства живой природы имеют общее происхождение, связанное с жизнью в первичном океане, но дальнейшие пути развития этих основных стволов древа жизни совершенно различны и по направлениям, и по результатам.

По мере развития новых групп организмов происходит многократное усложнение среды жизни — биосферы — и эволюция одних групп оказывается тесно связанной с эволюцией других. Увеличивающееся разнообразие жизни становится причиной ее дальнейшей эволюции.

Доказательства и методы изучения эволюции

С первых этапов развития современно-го эволюционизма в середине XIX в. естественноисторические факты, используемые для доказательства эволюции, одновременно позволяли более глубоко понять особенности протекания эволюционного процесса в прошлом. Доказательства эволюции тесно переплетаются с методами изучения эволюционного процесса¹.

6.1. Обоснование принципа эволюции данными различных наук

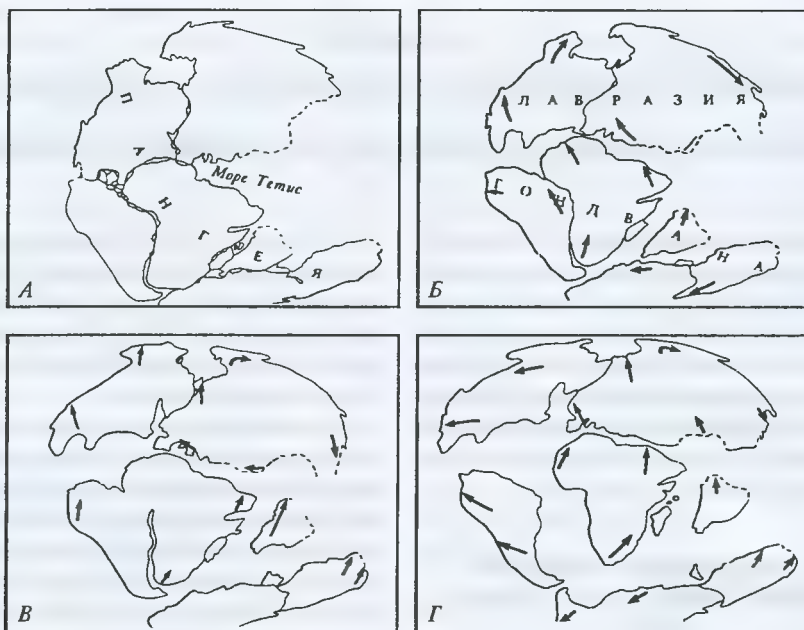
Основой строения всех живых существ являются сложные высокомолекулярные вещества белкового типа. Молекулы ДНК — носители кодов наследственной информации — у всех живых форм (кроме бактерий) находятся в тесной связи с белками, образуя молекулы нуклеопротеидов. Единство химического состава животных и растений подтверждается принципиальным сходством строения хлорофилла (растения), гемоглобина (позвоночные) и гемоглобина (беспозвоночные). Сходны у всех живых организмов и основные биохимические процессы: окисление, гликолиз, распад жирных кислот, перенос специфических веществ через клеточные мембраны. У организмов разных групп в этих процессах принимают участие очень близкие по строению фермен-

ты. Изучение общего химического состава и особенностей обмена веществ привело к выводу о *биохимической универсальности жизни на Земле* (В.И. Вернадский), что является одним из доказательств единства происхождения жизни.

Своеобразие животного и растительно-го населения каждой из биогеографических областей объясняется историей формирования физико-географической оболочки Земли, геологической историей морей и континентов. Очертания и связи континентов в истории Земли многократно менялись. На рис. 6.1 показаны общие очертания материков и их связи между собой в основные периоды развития Земли. Длительная и глубокая изоляция одних массивов суши обеспечивала возникновение своеобразной и отличной от соседних территорий фауны и флоры. Возникавшие затем связи между материками определяли взаимопроникновение элементов соседних фаунистических или флористических комплексов. Так, например, представители подкласса однопроходных млекопитающих и отряда казуаров характеризуют фауну Австралии. Представители отрядов ленивцев, броненосцев, гоацинов характерны для фауны Южной Америки. Для флоры Неотропики характерны такие семейства растений, как кактусовые, бромелиевые, канновые и др. Разделение Земли на основные фаунистические и флористические области показано на рис. 6.2.

Общие морфологические особенности также становятся понятными лишь при признании факта единства происхождения такой группы. Ныне живущие виды представляют собой концевые побеги древа жизни, ствол и ветви которого исчезли в прошлом. При этом группы близких видов составляют *роды*, группы близких родов — *семейства*, группы семейств — *отряды* (у животных)

¹ Существуют терминологические расхождения в толковании методов изучения эволюционного процесса: методы отдельных наук (палеонтологии, биогеографии, генетики и т.д.), связанные с получением материала для последующего эволюционного анализа, определяются иногда не как «методы изучения эволюции», а как выражение общего эволюционного методологического подхода. В настоящем курсе принята традиционная точка зрения о палеонтологических, биогеографических и других «методах изучения эволюции».



Р и с. 6.1. Разделение древней Пангеи:

А — конец перм, около 230 млн лет назад; Б — конец триаса, около 195 млн лет назад; В — конец креты, около 140 млн лет назад; Г — конец мела, около 70 млн лет назад (по данным разных авторов)

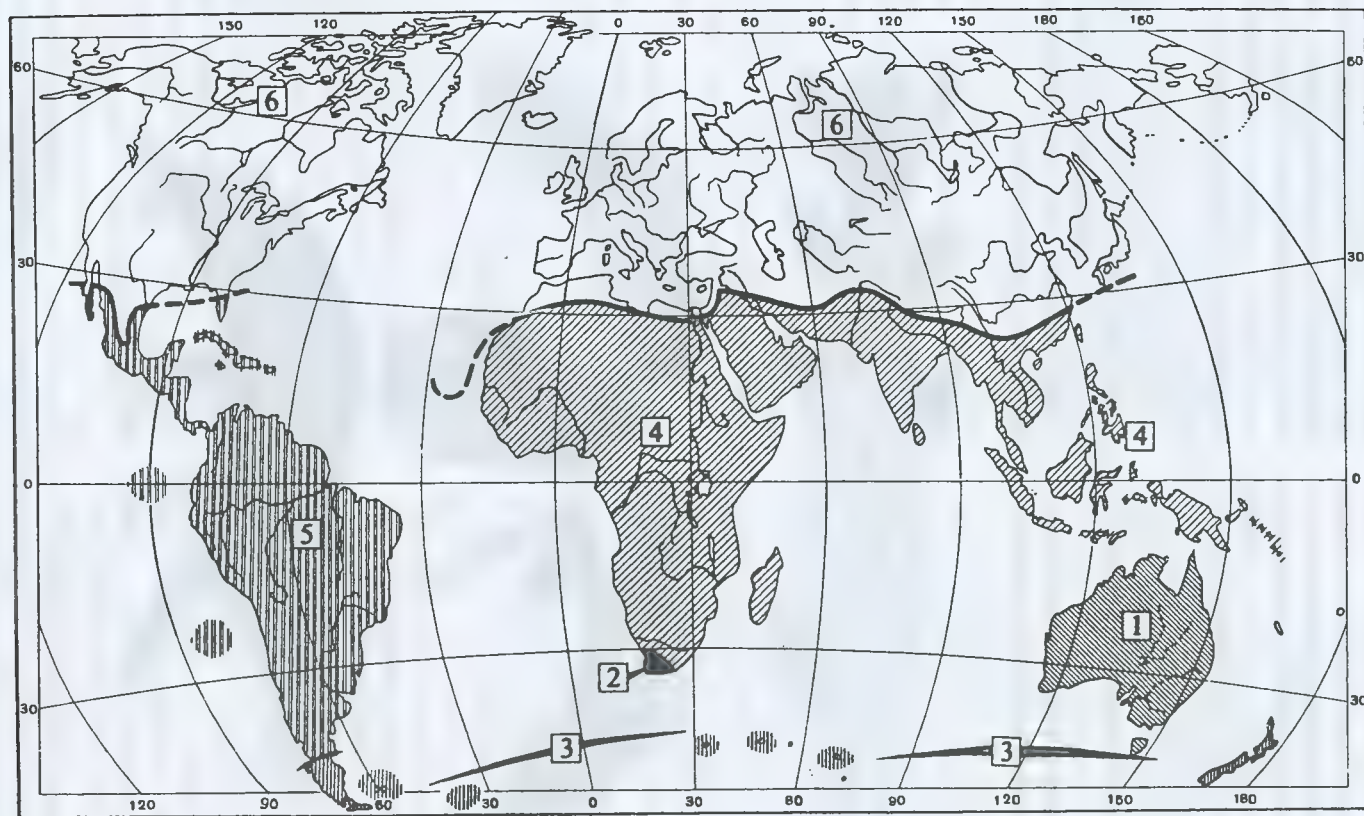
и *порядки* (у растений) и т. д. Между этими таксонами (родами, семействами, отрядами и т. д.) в природе существуют разрывы, определяемые отсутствием постепенных переходов. Тот факт, что на основании комплекса данных систематикам удастся с высокой степенью надежности устанавливать иерархическое соподчинение разных категорий таксонов (вид входит в род, род — в семейство и т. д.), можно разумно объяснить лишь существованием эволюционных взаимоотношений между отдельными группами — происхождением одних форм от других, более молодых от более древних.

Систематический ранг группы определяется составом и в известной мере числом дочерних подразделений. Выделение родов, семейств, отрядов, классов представляет объективную необходимость, а не делается для «удобства» систематики (см. гл. 15). Генетика и селекция дают доказательства протекания эволюционного процесса. Все разнообразные породы домашних собак

под действием искусственного отбора произошли от общих диких предков. То же относится и к возникновению разнообразных пород крупного и мелкого рогатого скота, птиц и т. д. Общеизвестны успехи генетики и селекции в области создания новых форм растительных организмов: экспериментально получены не только новые сорта и подвиды, но и новые самостоятельные видовые и даже родовые формы растений.

Особое значение для эволюционного учения имеет развитие популяционной генетики, позволяющей вскрыть процессы, которые приводят к необратимым изменениям частот разных генов в популяциях (см. гл. 7).

Если добавить к этому огромное и все увеличивающееся число прямых палеонтологических доказательств существования эволюционного процесса, то окажется, что ныне речь должна идти не о самом доказательстве процесса эволюции, а о выяснении закономерностей этого процесса, особенностей его протекания на разных уровнях организации живой материи.



Р и с. 6.2. Основные флористические и фаунистические области Земли:

1 — Австралийское царство; 2 — Капское царство; 3 — Антарктическое царство; 4 — Палеотропика; 5 — Неотропика; 6 — Голарктика (по данным разных авторов)

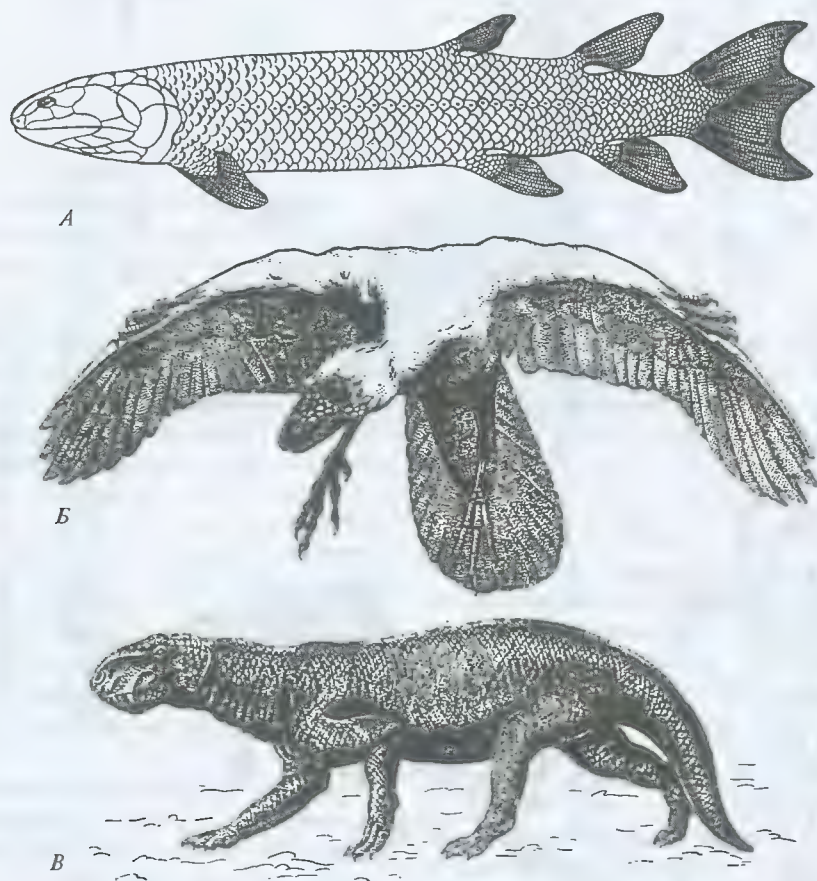
6.2. Основные методы изучения эволюционного процесса

Рассмотрим главнейшие из методов изучения эволюционного процесса, представляемых биологическими дисциплинами в последовательности, которая отражает проникновение эволюционных идей в эти дисциплины: сначала палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и систематические, а затем данные генетики, биохимии, молекулярной биологии.

Палеонтологические методы. По существу, все без исключения методы палеонто-

логии как науки об ископаемых организмах могут рассматриваться как методы изучения эволюционного процесса. Рассмотрим более подробно лишь главнейшие палеонтологические методы изучения эволюции: выявление ископаемых промежуточных форм, восстановление филогенетических рядов и обнаружение последовательности ископаемых форм.

Ископаемые переходные формы — *формы организмов, сочетающие признаки более древних и молодых групп.* Поиски и детальное описание таких форм служат важными методами восстановления филогенеза отдельных групп.



Р и с. 6.3. Примеры ископаемых переходных форм:

А — переходная форма от рыб к наземным позвоночным — девонская ихтиостега (*Ichthyostega*); Б — прообраз переходной формы от рептилий к птицам — юрская первоптица (*Archaeopteryx*); В — переходная форма от рептилий к млекопитающим — звероподобная рептилия из группы терапсид (*Lycaenops*) (по И.И. Шмальгаузену, 1969; А. Ромеру, 1968; Р. Питерсону, 1978)

Яркий представитель переходных форм — ископаемая *Ichthyostega* (рис. 6.3), позволяющая связать рыб с наземными позвоночными. Наиболее древние наземные позвоночные из группы стегоцефалов также сохраняют некоторые рыбообразные черты.

Переходными формами от рептилий к птицам являются юрские первоптицы *Archaeopteryx* с длинным, как у рептилии, хвостом, несросшимися позвонками и брюшными ребрами, развитыми зубами. Но это были уже настоящие птицы: тело покрыто хорошо развитыми перьями, передние конечности превращены в типичные крылья. Последний из рассматриваемых в этой связи примеров — звероподобная рептилия *Lycaenops* из группы терапсид. Развитие большой зубной кости (*os dentale*), вторичного костного нёба, типичная для млекопитающих дифференцировка зубов на клыки, резцы и резцовые зубы, как и многие другие черты, делали общий облик этого животного похожим на хищных млекопитающих. Но по ряду основных черт строения и образу жизни это были настоящие рептилии.

В настоящее время описаны и многие другие ископаемые переходные формы не только крупных (типы, отряды, классы), но и более мелких (отряды, семейства) групп животного и растительного мира. Исследование переходных форм — важный метод изучения эволюционного процесса.

Палеонтологические ряды — ряды ископаемых форм, связанных друг с другом в процессе эволюции и отражающие ход филогенеза. По числу найденных промежуточных звеньев такой ряд может быть более или менее подробным, но во всех случаях это должен быть именно ряд форм, близких не только основными, но и частными деталями строения и, несомненно, генеалогически связанных друг с другом в процессе эволюции.

Такие ряды ископаемых предков особенно интересно анализировать с эволюционной точки зрения в отношении современных форм: доступность для глубокого анализа заключительного, современного нам звена цепи позволяет лучше понять особенности развития всего эволюционного ряда.

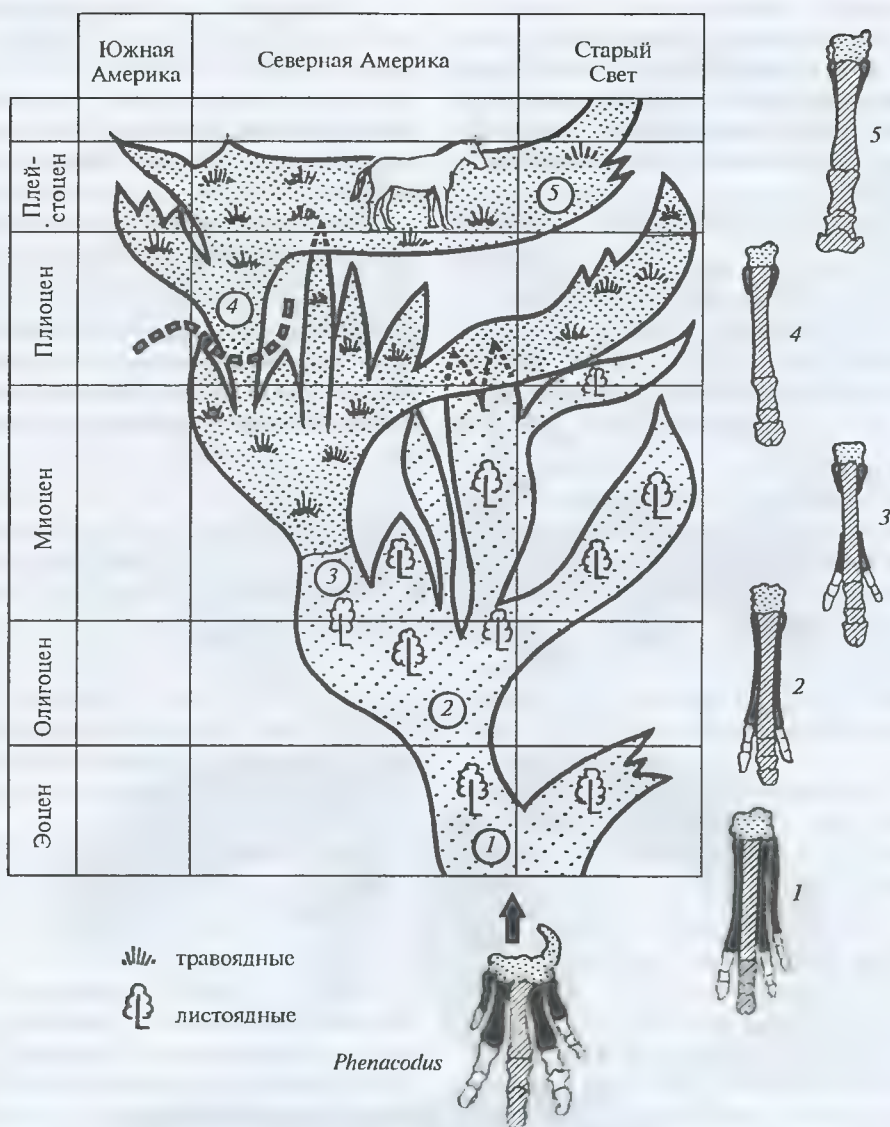
К настоящему времени известно немало палеонтологических рядов (например, лошадей, носорогов, слонов). Анализ эволюционного ряда лошадей (рис. 6.4) начат еще исследованиями основателя эволюционной палеонтологии В.О. Ковалевского (1842—1883).

На примере анализа ствола лошадиных видна постепенность процесса эволюции: сменяющие друг друга ископаемые формы приобретали все большее сходство с современными. При сравнении эоценового эогиппуса с современной лошастью трудно убедительно доказать их филогенетическую связь. Наличие многих последовательно сменяющих друг друга форм на обширных пространствах ряда континентов (эволюция лошадей происходила в основном в Северной Америке и Евразии, хотя некоторые формы проникли и в Южную Америку) позволило построить филогенетический ряд с высокой степенью достоверности. На этом же примере видно, что, строго говоря, речь идет не просто о ряде форм, а о более сложных пространственно-временных отношениях групп. Развитие таких сменяющих друг друга пучков (вееров), форм чрезвычайно характерно для отдельных стволов любых групп в процессе эволюции.

Последовательность ископаемых форм. Палеонтологические ряды конструируются на основании анализа отдельных разрозненных находок, относящихся к разным территориям. При этом всегда вероятно, что какие-то формы, жившие в прошлом, выпадают из-за отсутствия достаточно представительного материала. Однако современная палеонтология дает еще одно неопровержимое документальное свидетельство эволюционных процессов, протекавших в отдельных группах.

При определенных благоприятных условиях сохраняются в ископаемом состоянии в одном и том же месте все вымершие формы. При послойном анализе таких отложений можно получить истинную последовательность возникновения и изменения форм в эволюции (рис. 6.5).

При анализе последовательности ископаемых форм возникает возможность определить реальную скорость протекания эволюционного процесса (подробнее см. гл. 15, 16). По поводу рядов ископаемых моллю-



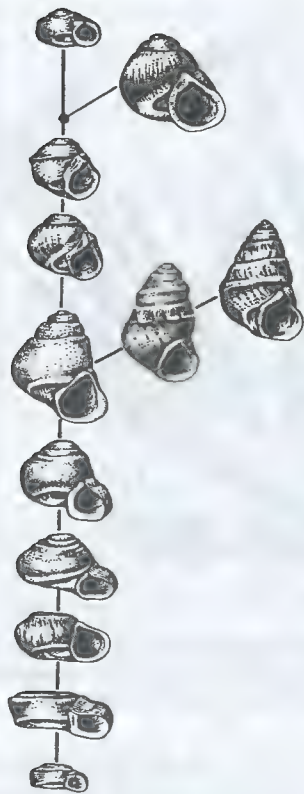
Р и с. 6.4. Эволюционное древо семейства лошадиных (*Equidae*). Видны постепенная смена листоядных форм травоядными и сокращение числа пальцев от пяти до одного (по Дж. Симпсону, 1948, упрощенно):

1 — *Eohippus*; 2 — *Miohippus*; 3 — *Parahippus*; 4 — *Pliohippus*; 5 — *Equus*

сков И.И. Шмальгаузен (1884—1963) писал: «Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции»¹.

¹ Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. С. 74.

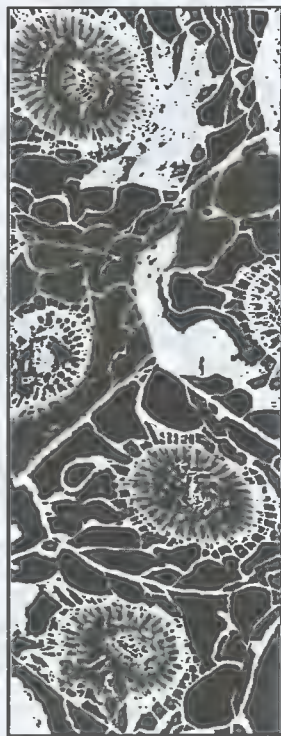
Изучение смены флор и фаун, эволюции экосистем. В последние десятилетия в изучении ископаемых останков достигнуты большие успехи. Методы растворения окружающей породы позволяют восстанавливать даже очень тонкое строение вымерших микроскопических ор-



Р и с. 6.5. Последовательность ископаемых форм верхнеплиоценовых моллюсков рода *Gyraulus* из Штайнхайма (Вюртемберг) (по И.И. Шмальгаузену, 1969)

ганизмов (рис. 6.6). Применение палеомагнитных, палеохимических, радиоавтографических и других методов исследования позволяет выяснить особенности прошлых климатов и условий существования, например соленость того или иного участка океана, температуру воды, газовый состав атмосферы. Проведение более широких геологических и палеонтологических исследований дает исследователям все возрастающее число ископаемых форм (рис. 6.7). Все это существенно уменьшает «неполноту геологической летописи» (Ч. Дарвин), хотя, конечно, не ликвидирует ее полностью (табл. 6.1).

Иногда возникает реальная возможность детальной реконструкции экосистем

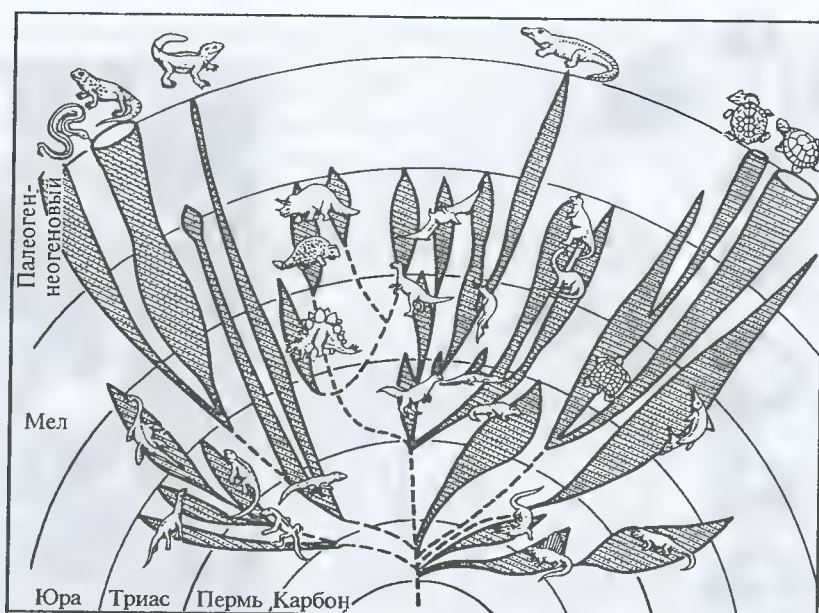


Р и с. 6.6. Увеличенный разрез ископаемого коралла. По числу суточных слоев роста в стенке скелетных пластинок было установлено, что в девоне год состоял из 400 дней, а в карбоне — из 390 (из М.Ф. Ивахненко и В.А. Корабельникова, 1987)

прошлого (рис. 6.8), выяснения их последовательной смены в процессе эволюции конкретных участков Земли. Такие последовательные реконструкции картин прошлой жизни являются мощными интегрированными методами изучения основных направлений развития жизни на Земле (см. также гл. 4, 19).

Являясь ведущими при изучении процессов макроэволюционных (текущих обычно в масштабах сотен тысяч — сотен миллионов лет), *палеонтологические методы не могут быть применены, как правило, при изучении микроэволюционных процессов* — во временных масштабах сотен и тысяч лет.

Биогеографические методы. Биогеография дает в руки исследователей методы,



Р и с. 6.7. Филогенетическое древо рептилий наглядно иллюстрирует значение изучения вымерших групп для восстановления филогенеза группы в целом. Современные крокодилы (и птицы!) оказываются потомками прежде мощно развитой группы археозавров (по данным разных авторов)

позволяющие проанализировать общий ход эволюционного процесса в самых разных масштабах.

Т а б л и ц а 6.1. Оценка полноты современных палеонтологических данных по некоторым группам (по данным разных авторов из М. Ридли, 1985)

Группа	Эпоха	Число известных форм от предполагаемого общего числа существовавших, доля, %
Радиолярии	Неоген	2
Аммониты	Юра	3
Фораминиферы	Пермь	4
»	Неоген	23
Млекопитающие	Эоцен	28
Моллюски	Пенсильвания	34
»	Плио-плейстоцен	45—73

Сравнение флор и фаун. О масштабах эволюции, связанных с возникновением целых флор и фаун, можно говорить на основании изучения особенностей развития современных континентов Земли (см. рис. 6.1) в сопоставлении с анализом их населения.

В конце триасового периода Пангея начала раскалываться на два суперконтинента: северный — Лавразию, южный — Гондвану. Гондвана, в свою очередь, разделилась на Южноамерикано-африканский континент, Австралию вместе с Антарктидой и огромный остров, который много лет спустя «причалит» к Азии, образуя Индостан (см. рис. 6.1).

В конце юрского периода Лавразия начинает раскалываться на Северную Америку и Евразию. Но Южная Америка и Африка (вместе с Мадагаскаром) еще образуют монолит. Следы этого бывшего единства сохраняются в современной фауне. Таковы ящерицы — игуаны Мадагаскара и Южной Америки, многочисленные сомовые и харациновидные рыбы Южной Америки и Африки. Ближайший родственник африканской шпорцевой лягушки (*Xenopus*) (строго говоря, это не настоящая лягушка) — сурин-

		Акритархии	Колониальные коккоидные микрофоссилии	Трихомы	Чехлы	Микрофоссилии сложной формы
Р И Ф Е Й	Венд					
	верхний					
	нижний-средний					

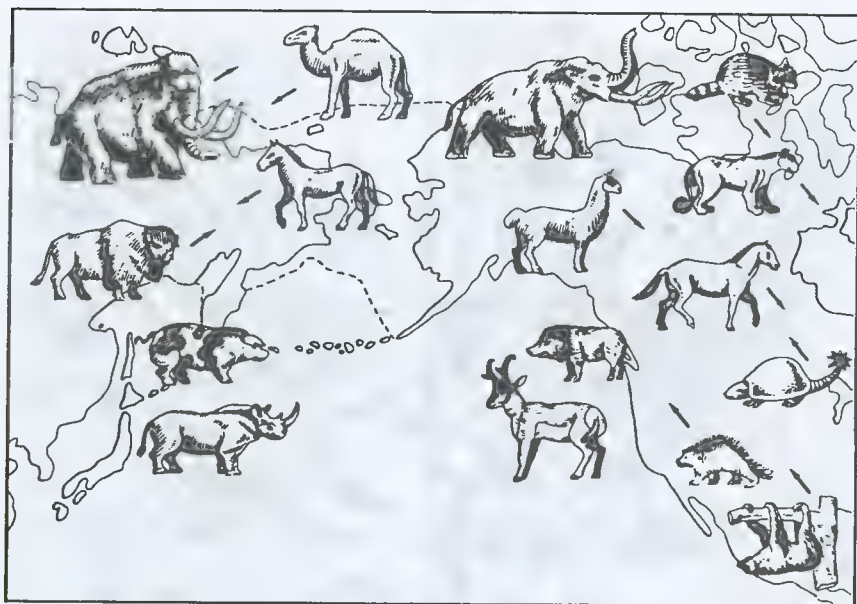
Р и с. 6.8. Материал для реконструкции экосистем прошлого: основные микроископаемые верхнего докембрия Учуро-Майского района, Восточная Сибирь (по А.Ф. Вейсу, 1993)

намская жаба (*Pipa*), вынашивающая на спине развивающиеся икринки. А вот южноамериканских парадоксальных жаб, у которых, как у живущих у нас чесночниц, головастики больше взрослой особи, и эндемичных пустынных жаб Австралии связывает гораздо более отдаленное родство. Это понятно — Антарктида с Австралией уже отделились (но в Австралию уже успели проникнуть предки австралийских сумчатых, похожие на ныне живущих американских опосумов).

В конце мела — начале палеоген-неогена расположение материков начинает приближаться к современному. Возникает Атлантический океан, пока еще не очень широкий (через него, видимо, на каких-то плавучих островках из Африки в Южную Америку перебираются примитивные обезьяны и древесные дикообразы). Начинает намечаться разрыв между Австралией и Антарктидой. Мадагаскар отрывается от Аф-

рики и становится заповедником древних форм. Индостан движется на север, чтобы в конце концов, столкнувшись с Азией, закрыть древнее море Тетис и породить Гималаи. Но Лавразия еще не разделилась окончательно, и обмен видами между Старым и Новым Светом продолжается.

Проанализируем несколько примеров сходства и различия населения отдельных территорий с эволюционной точки зрения. Фауна млекопитающих, характерная для Восточной Европы, сохраняется в основном такой же и за Уралом — в Северной Азии. Это объясняется тем, что на всей огромной территории Северной Евразии нет особых преград для расселения крупных и средних по величине млекопитающих. Фауна млекопитающих Северной Африки очень близка к таковой Северной Азии, и различие не превышает, как правило, родового ранга. Для фауны Северной Америки, так же как и для



Р и с. 6.9. Северная Америка и Азия неоднократно соединялись территорией Берингии, в связи с чем становился возможным широкий обмен фаун. Положение животных на рисунке соответствует направлению движения видов (по Дж. Симпсону, 1983)

фауны Северной Евразии, характерны такие млекопитающие, как лоси, куницы, норки, росомехи, белые медведи, пищухи, летяги, бурундуки, сурки, суслики и многие другие близкие формы. Сходство фауны рассматриваемых территорий определяется тем обстоятельством, что сравнительно недавно существовал широкий «мост» между отделенными ныне континентами Евразии и Северной Америки — Берингия (рис. 6.9). Всего лишь миллион лет назад, как показывают палеогеографические данные, эти континенты были связаны друг с другом.

Сравним фауну млекопитающих Северной и Южной Америки. Несмотря на большую территориальную близость этих континентов, различия между фаунами оказываются огромными: если при сравнении фауны млекопитающих Северной Америки и Северной Евразии мы обнаруживаем в Северной Америке только три эндемичных семейства (табл. 6.2), то в Южной Америке — более 10, а число эндемичных родов достигает 80%. Только здесь живут ленивцы (*Bradypodidae*), муравьеды (*Myrmecophagidae*), броненосцы (*Dasypo-*

didae) — представители отряда неполнозубых млекопитающих. Не меньшие отличия и орнитофауны Южной Америки. Такое своеобразие животного населения этой части планеты объясняется тем, что на протяжении десятков миллионов лет Южная Америка была полностью изолирована от остальных континентов. Несколько раз возникавший узкий Панамский перешеек не мог обеспечить широкого обмена фауной.

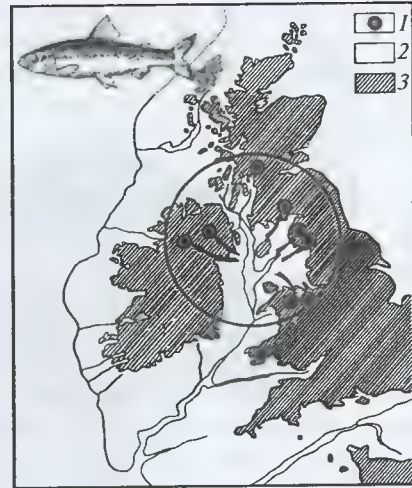
В сходном положении оказалась и Австралия: на протяжении более 120 млн лет она не соединялась с другими материками. За это время на австралийском материке самостоятельно, без влияния со стороны других фаун, развивались сумчатые и клоачные млекопитающие. В современной фауне Австралии можно выделить как бы четыре этапа вселения: на первом этапе туда проникли (или сохранились?) сумчатые (*Marsupialia*) и однопроходные (*Monotremata*), давшие к настоящему времени множество разнообразных видов, родов, семейств. На втором этапе, во время одного из сильных понижений уровня Мирового океана (несколько миллионов лет тому на-

зад), по возникшему тогда сухопутному мосту из Южной Азии туда проникли некоторые грызуны. К настоящему времени эти грызуны представлены 26 видами мышей, а также шестью эндемичными родами (бобровые мыши, цепкохвостые крысы, тушканчикообразные крысы и др.). Третий этап вселения млекопитающих в Австралию — дикая собака динго (*Canis dingo*), попавшая на континент, видимо, вместе с человеком несколько десятков тысяч лет назад. Наконец, уже в наше время в Австралию с помощью человека попали и хорошо прижились кролики, олени и некоторые другие млекопитающие.

Т а б л и ц а 6.2. Характеристика основных фаунистических областей Земли

Область	Основные эндемичные группы позвоночных животных
Голарктика	Бобры, кроты, тушканчики, тетеревиные, гагары, чистиковые, осетровые, лососевые, щуковые, колюшковые и др.
Индо-Малайская область и Эфиопия	Долгопяты, шерстокрылы, тупайи, гиббоны, слоны, носороги, человекообразные обезьяны, лемуры, ящеры, дикобразы, прыгунчики, цесарки, страусы, китоглавы, птицы-секретари, бананоеды
Неотропика	Опоссумы, ценolestы, вампиры, неполнозубые, ленивцы, броненосцы, морские свинки, шиншилловые, агуты, нутрии, широконосые обезьяны, страусы-нанду, тинаму, гоацины, колибри, кайманы, чешуйчатник
Австралийская область	Яйцекладущие млекопитающие, сумчатые, сорные куры, эму, казуары, райские птицы, гаттерия

Выше мы остановились лишь на характеристике распределения высших позвоночных (в основном млекопитающих) по ряду зоогеографических областей Земли. Такой же анализ возможен и для растений (табл. 6.3). Все это показывает, как *тесно связаны особенности видового состава отдельных районов планеты с историей этих территорий*.



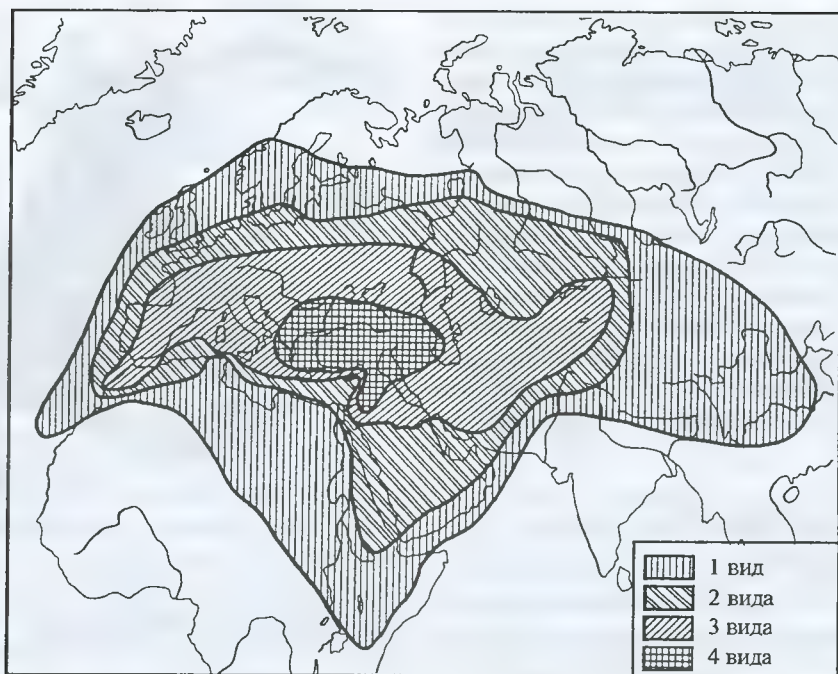
Р и с. 6.10. Современное распространение пресноводных сегов рода *Coregonus* на Британских островах (по Н.А. Бобринскому и др., 1946):

1 — распространение современных видов; 2 — бывшая территория суши; 3 — современная суша

Т а б л и ц а 6.3. Характеристика основных флористических областей Земли

Царства	Основные эндемичные группы высших растений
Голарктическое	Ивовые, Березовые, Буковые, Ореховые, Лютиковые, Маревые, Камнеломковые, Горечавковые, Первоцветные, Крестоцветные
Неотропическое	Кактусовые, Бромелиевые, Настурциевые, Циклантовые, Канновые, Маргравиевые, Ксиридовые и др.
Палеотропическое	Двукрылоплодные, Панданусовые, Непентосовые, Раффлезиевые, Апогоготовые, Банановые, Сапиндовые, Лавровые
Капское	Протеиновые, Вересковые, Рестиниевые, Амариллисовые, Истовые, Рутовые, Ирисовые
Австралийское	Казуариновые, Цефалотовые, Гремандровые, Гудениевые

Особенности распространения близких форм. В некоторых реках Англии и Ирландии в настоящее время встречаются три вида пресноводных сегов рода *Coregonus* (рис. 6.10). Места их на-



Р и с. 6.11. Ареал рода коровяков (*Verbascum*). Плотность штриховки пропорциональна числу видов, обитающих в данном регионе (из А.И. Толмачева, 1976)

стоящего обитания показаны на карте кружочками. В недавнем прошлом вся Северо-Западная Европа была несколько приподнята над уровнем океана (по сравнению с современным положением). На месте Ирландского моря тогда должна была располагаться большая долина с огромным пресным водоемом, образованным стекающими в эту долину реками. В этом водоеме и жил исходный прародительский вид современных сигов. Из-за проникновения морской воды в центральный водоем отдельные питающие его реки были изолированы друг от друга. На протяжении последующей самостоятельной эволюции группы изолированных сигов превратились в три разных вида. Этот пример показывает, как с помощью зоогеографических данных можно не только восстановить возможный ход эволюционного процесса, но и получить данные о темпах эволюции.

Биогеографический анализ иногда позволяет выявить центры происхождения группы. На карте Евразии (рис. 6.11) нанесены ареалы всех видов коровяка *Verbascum*. По концентрации видов в Ма-

лой Азии можно сделать обоснованное предположение о существовании здесь центра не только разнообразия, но и происхождения всего рода.

Островные формы. Фауна и флора островов оказывается тем более своеобразной, чем глубже и дольше эти острова были изолированы от основной суши. Так, например, сравнительно недавно потерявшие связь с материком Британские острова имеют фауну с небольшим числом автохтонных (возникших именно здесь) видов. К последним относятся куропатка-граус (*Lagopus scoticus*), два вида полевок, несколько уже упоминавшихся пресноводных сигов, ряд улиток и некоторое число видов мелких насекомых. С другой стороны, давно обособившийся (десять миллионов лет) от африканского материка остров Мадагаскар имеет фауну настолько своеобразную, что выделяется в особую зоогеографическую подобласть: из 36 родов млекопитающих 32 рода эндемичны; из 127 родов птиц эндемична почти половина.

Детальный анализ островной фауны позволяет восстановить пути эволюции груп-

пы близких видов. Со времени Ч. Дарвина классическим примером такого рода считается эволюция галапагосских вьюрков (*Fringillidae*). 13 видов этих вьюрков обитают ныне на Галапагосах и острове Кокос (в нескольких сотнях километров). Возраст Галапагосских островов — не более нескольких миллионов лет. Какой-то предок современных галапагосских вьюрков попал сюда, вероятно, задолго до других воробьиных птиц и обитал в изоляции от континентальных видов. Этот предковый вид освоил практически все адаптивные зоны (рис. 6.12). Один из предковых видов галапагосских вьюрков попал на остров Кокос, не образовав новых форм, поскольку, несмотря на разнообразие местообитаний, отдельные части видового населения не изолированы и могут широко скрещиваться.

В понятие «островных форм» должны быть включены и обитатели глубоких пещер, изолированных гор и водоемов. В пещерной фауне встречаются формы, появление которых хорошо объяснимо недавней эволюцией от родственных форм, живущих в окрестностях пещер. Так, например, ближайшие родичи обитающей в знаменитой Мамонтовой пещере в штате Кентукки (Северная Америка) слепой рыбы (*Amblyopsis spelaea*) — обычные обитатели водоемов этого района. С другой же стороны, пещерные обитатели могут иметь близкородственные формы чрезвычайно далеко (что косвенно указывает на исключительную древность вселения в пещеры). Так, например, ближайшие родственники европейского протей (*Proteus anguinus*) из подземных вод Югославии — амфибии из рода *Necturus*, обитающие в Северной Америке.

Сходное положение складывается при обитании организмов в изолированных горных районах. Склоны Килиманджаро и Кении (Африка), разделенные всего тремястами километрами плоскогорья, имеют сходное население. 18 видам горно-лесных млекопитающих (обезьяны, белки, даманы и др.) со склонов горы Кения соответствуют 18 близкородственных, но все же иных видов со склонов Килиманджаро.

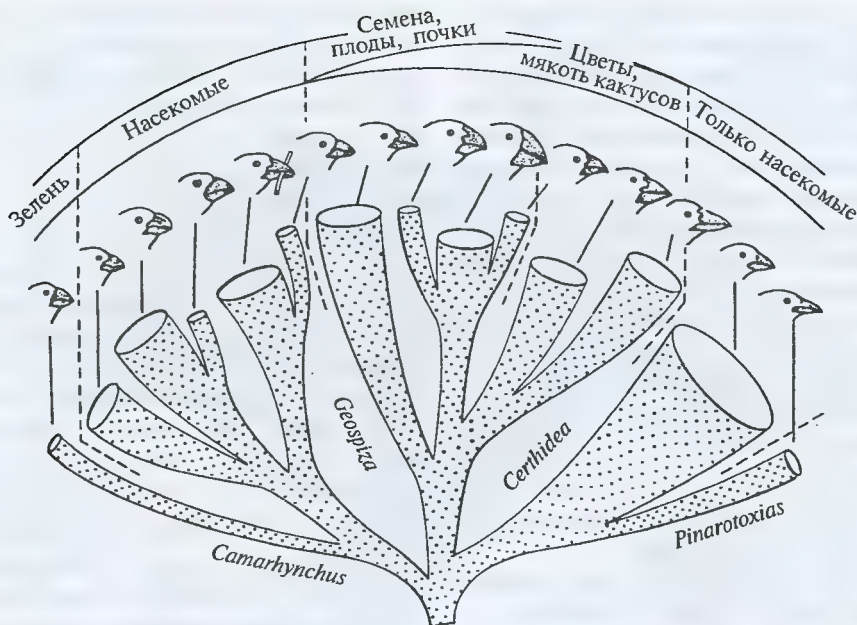
Во всех случаях развития островных фаун и флор проявляется действие пространственной изоляции как эволюционного

фактора (см. гл. 9). Много примеров анализа начальных стадий эволюции островных населений можно собрать и в наше время. При изменении биосферы человеком возникают новые водные бассейны, изолирующие ранее единые территории, появляются новые искусственные моря с островами разной величины и степени изоляции от окружающих материковых берегов. Все эти и подобные ситуации могут стать настоящей экспериментальной лабораторией в природе при изучении протекания начальных процессов эволюции.

Сейчас возникло и интенсивно развивается новое направление биогеографии — *островная биогеография* (Р. МакАртур, Е.О. Вильсон), изучающая закономерности эволюции островных флор и фаун. Показано, что на каждом длительно существующем острове устанавливается равновесие в числе видов, попадающих туда из источников колонизации, и видов, вымирающих в результате небольших размеров острова и других факторов.

Прерывистое распространение. Убедительными эволюционными «документами» служат факты так называемого прерывистого распространения организмов. В истории нашей планеты обычными были случаи, когда организмы, населявшие большие территории, исчезали на большей части прежнего ареала, не приспособившись к темпам изменения среды. Такие виды сохранялись лишь в некоторых ограниченных участках, имеющих условия, близкие к прежним. Примером такого рода для Европы является Альпийская фауна — комплекс видов, широко распространенных во время ледниковых периодов. Сейчас эти виды населяют лишь отдельные высокогорные участки Альп, Пиренеев и более низменные районы Северной Европы.

Другой пример — майский ландыш (*Convallaria majalis*), широко распространенный по лесной зоне Европы. В лесах Кавказа обитает очень близкий вид *C. transcaucasica*, на Дальнем Востоке — *C. Keiskei*. Возможно, что прежде ландыш был широко распространен по всем лесным умеренным районам Северной Евразии, но во время наступления ледника



Р и с. 6.12. Дивергенция дарвиновых вьюрков (*Geospizinae*) на Галапагосских островах и о. Кокос (по Д. Лэку, 1949)

Толщина стволов соответствует числу современных подвидов. Доля эндемиков растет по мере усиления изолированности островов (самое большое число эндемиков характерно для удаленных островов)

сплошной ареал был разорван; ландыши сохранились лишь в немногих более теплых местообитаниях (Маньчжурия, Закавказье, Средиземноморье). После отступления ледника отдельные части прежде единого вида стали развиваться самостоятельно.

В Средиземноморье, на Кавказе и на территории Дальнего Востока во времена последних оледенений сохранялись теплолюбивые формы, вымершие на больших пространствах Евразии. Изучение таких биогеографических ситуаций позволяет познать особенности развития органического мира больших пространств и мелких участков.

Р е л и к т ы. О флоре и фауне далекого прошлого Земли свидетельствуют и реликтовые формы. *Реликты* — отдельные виды или небольшие группы видов с комплексом признаков, характерных для давно вымерших групп прошлых эпох. Среди животных одной из наиболее ярких реликтовых форм является гаттерия (*Sphenodon punctatus*) — единственный

представитель целого подкласса рептилий. В ней отражены черты рептилий, живших на Земле десятки миллионов лет назад — в мезозое (рис. 6.13). Гаттерия живет в глубоких норах на островах залива Пленти (Новая Зеландия). Другой известный реликт — кистеперая рыба латимерия (*Latimeria chalumnae*), сохранившаяся малоизмененной с девона в глубоководных участках прибрежных вод Восточной Африки.

Среди растений реликтом может считаться гинкго (*Ginkgo biloba*), ныне распространенное в Китае и Японии только как декоративное растение. Облик этого растения дает нам представление о древесных формах, вымерших в юрском периоде.

Эпоха существования Лавразии и Гондваны оставила много реликтовых форм с разорванным ареалом. Таковы осетровые, в первую очередь веслоносы (один вид в Китае, другой — в Миссисипи, этих пресноводных рыб теперь разделяют океаны), и целый ряд амфибий. Гигантская саламандра

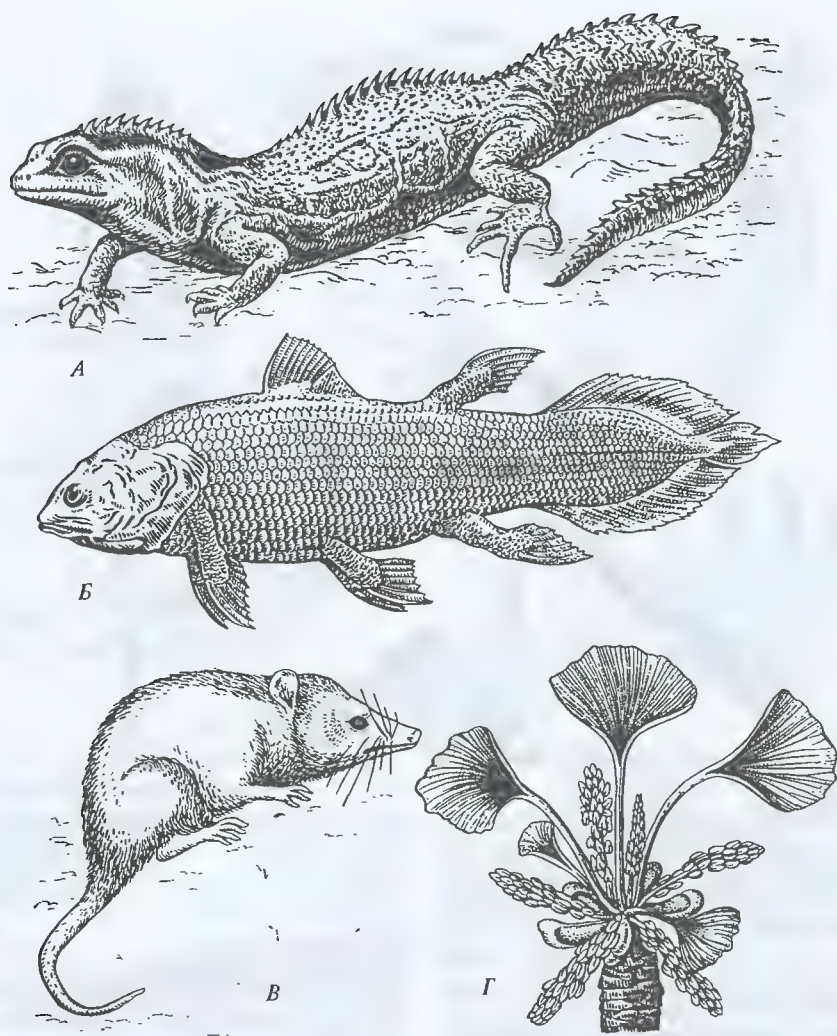
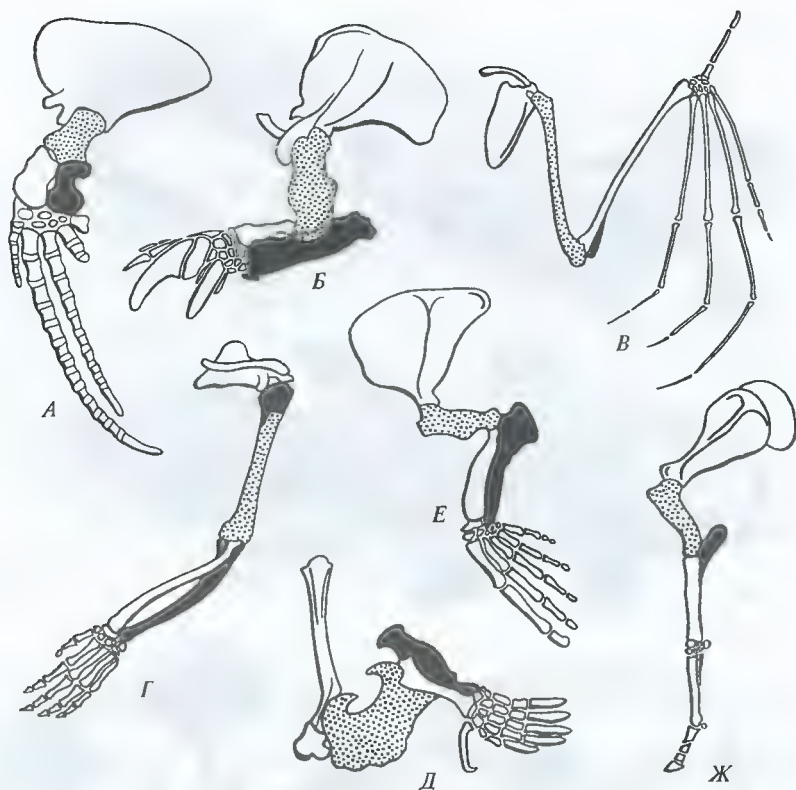


Рис. 6.13. Примеры реликтовых форм: А — гаттерия (*Sphenodon punctatus*); Б — латимерия (*Latimeria chalumnae*); В — опоссум (*Didelphis marsupialis*); Г — гинкго (*Ginkgo biloba*) (из И.И. Шмальгаузена, 1969; А. Ромера, 1969; Л.А. Курсанова и др., 1951)

сейчас обитает в Китае (в Японию, по-видимому, завезена человеком), а ее ближайший родственник скрытожаберник — в Северной Америке. Но когда-то они населяли всю Лавразию: останки гигантской саламандры обнаружены в Швейцарии.

Изучение реликтовых форм позволяет строить обоснованные предположения об облике давно исчезнувших групп, их образе жизни, условиях, существовавших миллионы лет назад.

Таким образом, биогеографические методы дают возможность изучения как макроэволюционных процессов, так и процессов микроэволюции. В XX в. особенно возросло значение этих методов в изучении микроэволюции, что нашло свое выражение даже в возникновении специальных направлений динамической биогеографии (М. Удварди) и гено-(фено)географии (А.С. Серебровский).



Р и с. 6.14. Схема строения скелета передней конечности представителей разных отрядов млекопитающих: А — финвала (*Balaenoptera physalus*); Б — гигантского броненосца (*Priodontes giganteus*); В — рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula*); Г — гориллы (*Gorilla gorilla*); Д — крота (*Talpa europaea*); Е — сивуча (*Eumetopias jubatus*); Ж — лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*) (по И. Херань, 1968)

Морфологические методы. Использование морфологических (сравнительно-анатомических, гистологических и др.) методов изучения эволюции основано на принципе: *глубокое внутреннее сходство организмов может показать родство сравниваемых форм.*

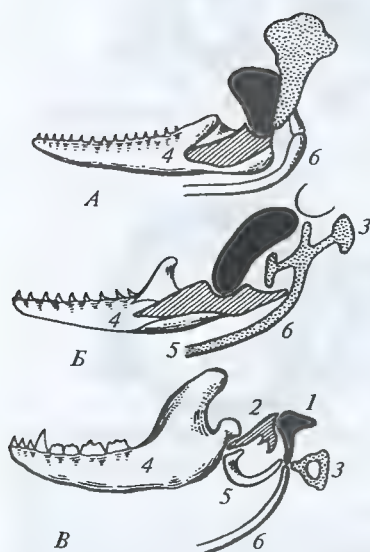
Гомология органов. *Органы с общим планом строения, развивающиеся из сходных зачатков, находящиеся в сходном соотношении с другими органами и выполняющие как сходные, так и различные функции, называются гомологичными¹.* Другими словами, это органы,

имеющие глубокое сходство в строении, основанное на единстве происхождения соответствующих организмов.

Различные по внешнему виду и функциям конечности млекопитающих состоят из сходных элементов: лопатки, костей плеча, предплечья, запястья, пясти, фаланг пальцев (рис. 6.14). Во всех случаях сохраняются единый план строения, сходства во взаимоотношении конечностей с остальными органами и онтогенетического развития.

Установление гомологии органов позволяет сделать вывод о родстве исследуемых организмов. Крупным успехом сравнительной анатомии в прошлом веке было, например, установление гомологии слуховых косточек позвоночных. Сравнение строения черепа в ряду низших и высших позвоночных (рис. 6.15) показывает, что у акуловых рыб центральная из костей — будущая нако-

¹ Сложным остается вопрос о соответствии между гомологией генов и гомологией органов. Эти понятия для отдаленно родственных видов не всегда совпадают из-за сложного взаимодействия генов в процессах морфогенеза.



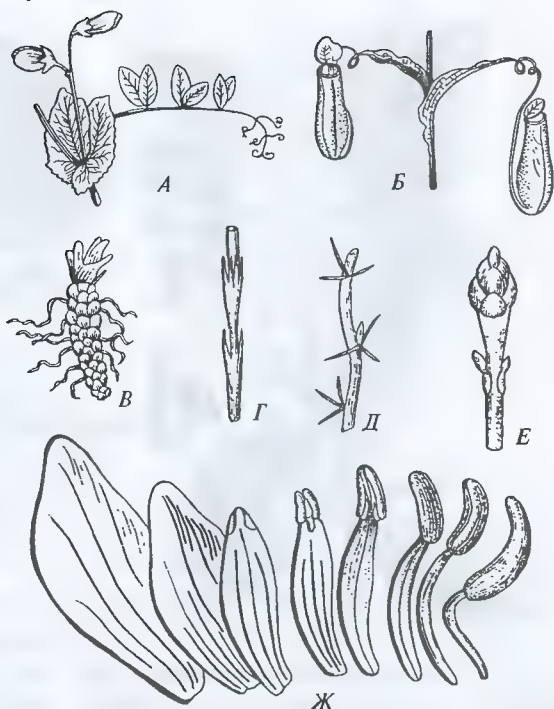
Р и с. 6.15. Гомология слуховых косточек среднего уха. Сравнительно-анатомический ряд позволяет восстановить эволюционный путь становления слуховых косточек млекопитающих: А — костистой рыбы; Б — пресмыкающегося; В — млекопитающего (из Н.Н. Иорданского, 1979):

1 — квадратная кость — наковальня млекопитающих; 2 — сочленовная кость — молоточек; 3 — гиомандибуляре — стремечко; 4 — зубная кость; 5 — угловая кость — барабанная кость млекопитающих; 6 — гиоид

вальня — занимает в черепе важное конструктивное положение, являясь одной из мощных костей черепа. У костистых рыб она резко сокращается в размерах, сохраняя, однако, важное значение в конструкции черепа. У рептилий она резко изменена и служит рычагом при подвеске челюсти, а у млекопитающих занимает место в системе слуховых косточек.

Пример гомологии у представителей царства растений приведен на рис. 6.16.

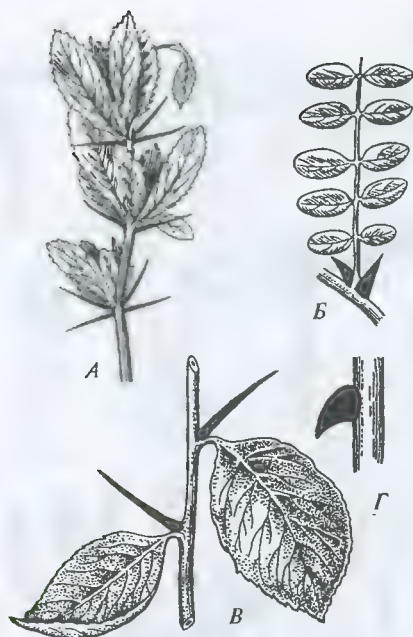
Явление гомологии, или гомологического сходства, необходимо отличать от явления аналогии, или аналогичного сходства. Аналогичные органы лишь внешне сходны, что вызвано, как правило, выполнением сходных функций, а не общим происхожде-



Р и с. 6.16. Гомология некоторых органов у растений: А — перисто-сложный лист гороха с прилистниками и усиками; Б — кувшинчики непентеса; В — чешуйки на корневище; Г — стеблевые чешуи хвоща; Д — колючки барбариса; Е — почечные чешуи. Все эти образования являются видоизменениями листовой пластинки. Постепенный переход от тычинок к лепесткам (Ж) в цветке белой кувшинки (*Nymphaea alba*) показывает путь происхождения тычинок (по И.М. Полякову, 1941; Ф.Н. Правдину, 1968)

нием. Для установления родства и выяснения путей эволюции изучаемых групп эти органы не имеют значения. На рис. 6.17 изображены колючки акации, барбариса, боярышника и ежевики. Все эти органы аналогичные и не свидетельствуют о родстве рассматриваемых форм, показывая лишь сходные направления приспособления, вызываемые в процессе эволюции действием естественного отбора (сохранялись и получали развитие формы растений, защищенные от поедания крупными растительноядными позвоночными).

Иногда сходство аналогичных органов бывает столь глубоким, что для выявления их характера требуются специальные сравнительно-анатомические и эмбриологиче-

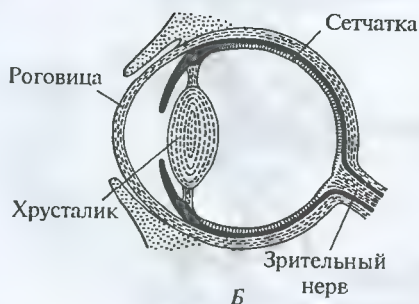


Р и с. 6.17. Примеры аналогичных органов у растений: А — колючка барбариса обыкновенного (*Berberis vulgaris*), возникает из листьев; Б — колючка белой акации (*Robinia pseudacacia*) — из прилистников; В — колючка боярышника (*Crataegus oxyacantha*) — из побега; Г — колючка ежевики (*Rubus caesius*) — из коры (по Ф.Н. Правдину, 1968, с дополнениями)

ские исследования. Строение глаза наземных позвоночных и головоногих моллюсков, несмотря на удивительное сходство, является аналогичным (рис. 6.18). Глаз кальмара и глаз позвоночного развиваются из разных зачатков, сходство же определяется физической природой света. Недаром конструкция любого фотографического аппарата в точности повторяет строение глаза: хрусталик — объектив, радужина — диафрагма, сетчатка — чувствительная пленка, механизм аккомодации — наводка на резкость.

Выявление характера сходства (гомология или аналогия) позволяет выяснить пути эволюционного развития, установить родство групп и, наконец, может показать направление действия естественного отбора.

Рудиментарные органы и атавизмы. Данных гомологии недостаточно для восстановления пути развития той или другой группы, при этом трудно определить,



Р и с. 6.18. Примеры аналогичных органов у животных. Сходство в строении глаза наземных позвоночных (А) и головоногих моллюсков (Б) основано на аналогии, поскольку органы развиваются из разных зачатков (из В. Даудесвелла, 1960)

например, какая из сравниваемых гомологичных форм родоначальная.

В строении практически любого организма можно найти органы или структуры, сравнительно недоразвитые (лишенные каких-либо важных частей по сравнению с гомологичными структурами близких форм) и утратившие былое основное значение в процессе филогенеза; такие органы или структуры называются *рудиментарными*.

Рассмотрим несколько классических примеров рудиментарных органов.

У китообразных на месте заднего пояса конечностей располагаются в толще туловищной мускулатуры от одной до трех небольших косточек, связанных в настоящее время лишь с мышцами мочеполовой системы (рис. 6.19). Эти рудименты тазовых костей подтверждают факт происхождения китов и дельфинов от наземных четвероногих предков с развитыми задними конечностями

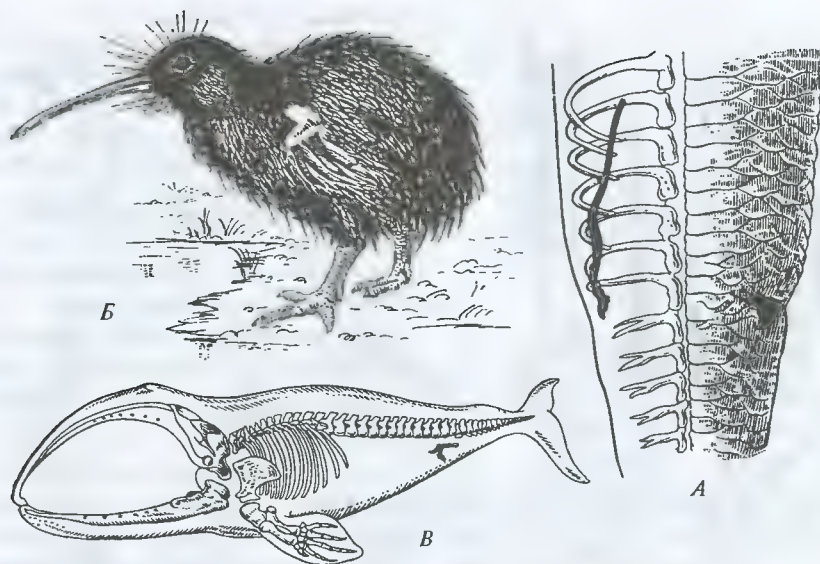


Рис. 6.19. Примеры рудиментарных органов: А — задние конечности питона (*Python regius*); Б — крылышко киви (*Apteryx australis*); В — элементы тазового пояса гладкого кита (*Eubalaena glacialis*) (по Ст. Сковрону, 1965; А.А. Парамонову, 1978)

ми. Рудиментарные задние конечности питона также указывают на происхождение ныне безногих змей от предков с развитыми конечностями. У новозеландского нелетающего киви от крыльев остались лишь едва заметные выросты-рудименты, свидетельствующие, что у предков киви были настоящие крылья.

Много рудиментарных органов у человека. Это ушные мышцы и мелкая мускулатура, поднимающая основание волосяных фолликулов (у человека осталась лишь способность образования «гусиной кожи»). У диких млекопитающих поднятие волос и сейчас имеет важное терморегуляционное значение, у человека же эта функция кожной мускулатуры, несомненно, рудиментарна.

Иногда рудиментарные органы могут достигать (у некоторых особей внутри вида) таких значительных размеров, что напоминают особенности строения предковых форм. *Орган или структура, показывающие «возврат к предкам», называются атавистическими* (от лат. *atavus* — предок).

У человека атавизмами являются хвост, мощный волосяной покров на поверхности тела, наличие не двух, а нескольких пар сос-

ков и т. п. Развитие у лошади вместо грифельных косточек (рудиментарных пальцев) настоящих боковых пальцев, так же как и развитие у китообразных выступающих на поверхность тела задних конечностей, — примеры атавизмов.

Отличие рудиментарных органов от атавизмов состоит в том, что первые встречаются у всех членов данной популяции, вторые — лишь у немногих особей.

Другую возможность разграничения рудиментов и атавизмов дает их разное функциональное значение. Каким бы незначительным ни был рудиментарный орган, он всегда выполняет в организме определенную функцию. Тазовые кости китообразных служат местом прикрепления мышц, обеспечивающих нормальную работу анального отверстия и половых органов, аппендикс у человека — органом лимфотворения, крыло у нелетающих птиц (например, страусов) — турнирным оружием и помогает птице при беге и т. п. Атавизмы же — все без исключения — не несут каких-либо специальных функций, важных для вида.

Рудиментарные органы и атавизмы — убедительные доказательства процесса эволюции.

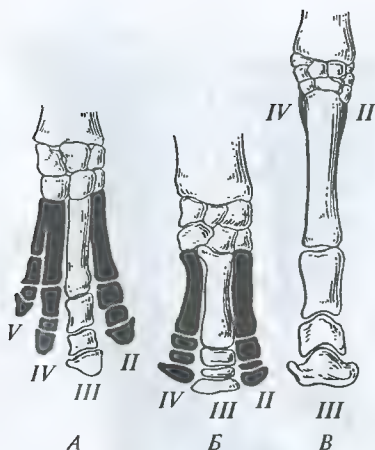


Рис. 6.20. Сравнительно анатомический ряд: А — передние конечности тапира (*Tapirus*); Б — носорога (*Ceratotherium*); В — лошади (*Equus*); II—V — пальцы (из Д.К. Беляева и др., 1967)

Сравнительно-анатомические ряды. При рассмотрении гомологии органов речь шла о значении сравнения ряда специально подобранных организмов для изучения путей эволюции. Рассмотрим примеры эволюционного анализа сравнительно-анатомических рядов. На рис. 6.20 изображен ряд конечностей современных непарнокопытных млекопитающих: тапира, носорога, лошади, — показывающий путь эволюции, приведший к возникновению однопалой ноги у лошади. При переходе от обитания во влажных тропических лесах (тапир) к жизни в саванне (носорог) происходит редукция пальцев до трех. При переходе к жизни на открытых пространствах (лошадь) редукция пальцев идет еще дальше — до сохранения лишь единственного центрального пальца (с биомеханической точки зрения хождение на одном пальце чрезвычайно выгодно для обеспечения мгновенного отталкивания и быстрого бега). Сравнение современных однопроходных, сумчатых и плацентарных млекопитающих позволяет представить основную путь эволюции зверей — от откладывания яиц (ехидна и утконос) к рождению живых, но очень недоразвитых детенышей (сумчатые) и, наконец, к соединению организма зародыша с организмом матери (плацентарные).

Морфологические методы изучения эволюции основаны на принципе «чем ближе родство, тем больше сходство». Они практически всегда сочетаются в эволюционном исследовании с другими подходами и методами (палеонтологическим, биогеографическим, генетическим и т. д.).

Особенно тесное отношение к морфологическим подходам и методам изучения эволюции имеют данные эмбриологии.

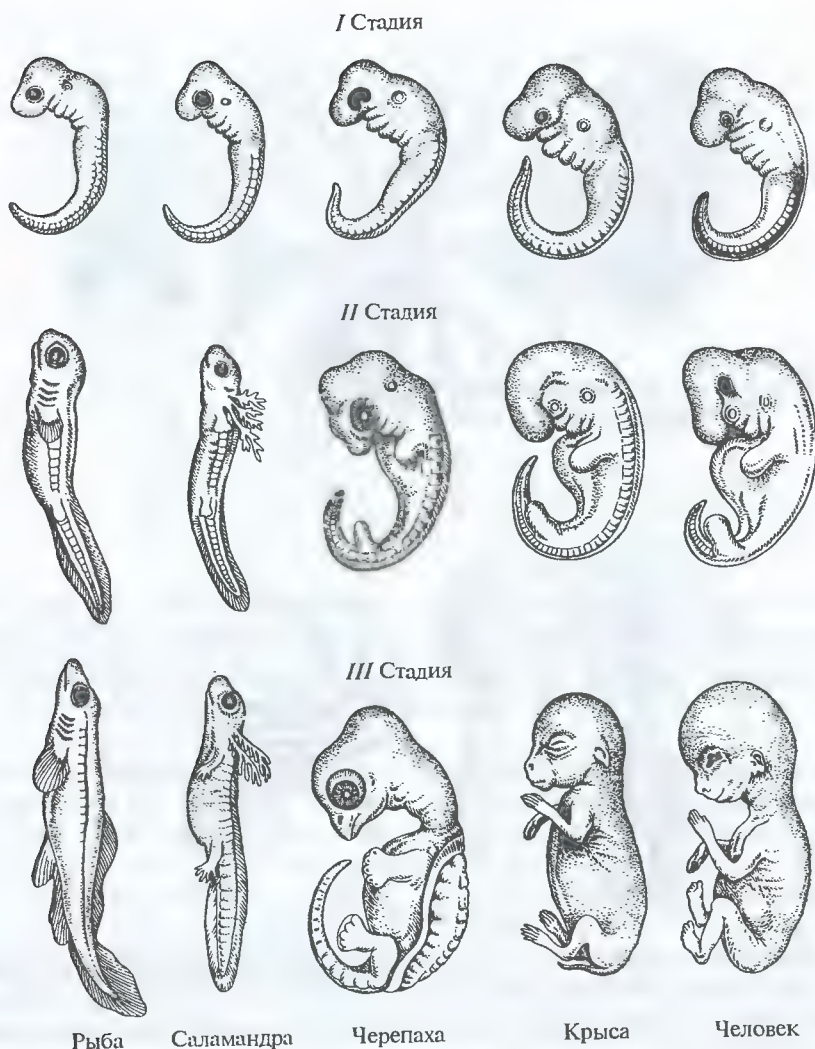
Эмбриологические методы. Эмбриология располагает целым арсеналом методов изучения эволюционного процесса. Среди них главные: выявление зародышевого сходства и изучение рекапитуляции.

Выявление зародышевого сходства. В первой половине XIX в. выдающийся натуралист К. Бэр сформулировал «закон зародышевого сходства»: *чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем больше сходства обнаруживается между различными организмами*. Например, на ранних стадиях развития эмбрионы позвоночных не отличаются друг от друга. Лишь на средних стадиях развития в сравниваемом ряду у зародышей появляются особенности, характерные для рыб и амфибий; на ее более поздних стадиях — особенности рептилий, птиц и млекопитающих (рис. 6.21).

Вскоре после открытия К. Бэрлом Ч. Дарвин показал, что явление зародышевого сходства свидетельствует об общности происхождения и единстве начальных этапов эволюции сравниваемых форм.

Принцип рекапитуляции. Явление зародышевого сходства позволило Ч. Дарвину и Э. Геккелю заключить, что в процессе онтогенеза как бы повторяются (рекапитулируют) многие черты строения предковых форм: на ранних стадиях развития повторяются признаки более отдаленных предков (менее родственных форм), а на поздних стадиях — близких предков (или более родственных современных форм).

Все многоклеточные организмы проходят в развитии одноклеточную стадию, что указывает на происхождение многоклеточных от одноклеточных. Они проходят также стадию однослойного «шара» — ей соответствует строение некоторых современных простых организмов (например, вольвокса). Следующая стадия развития животных — обычно двухслойный мешок, или



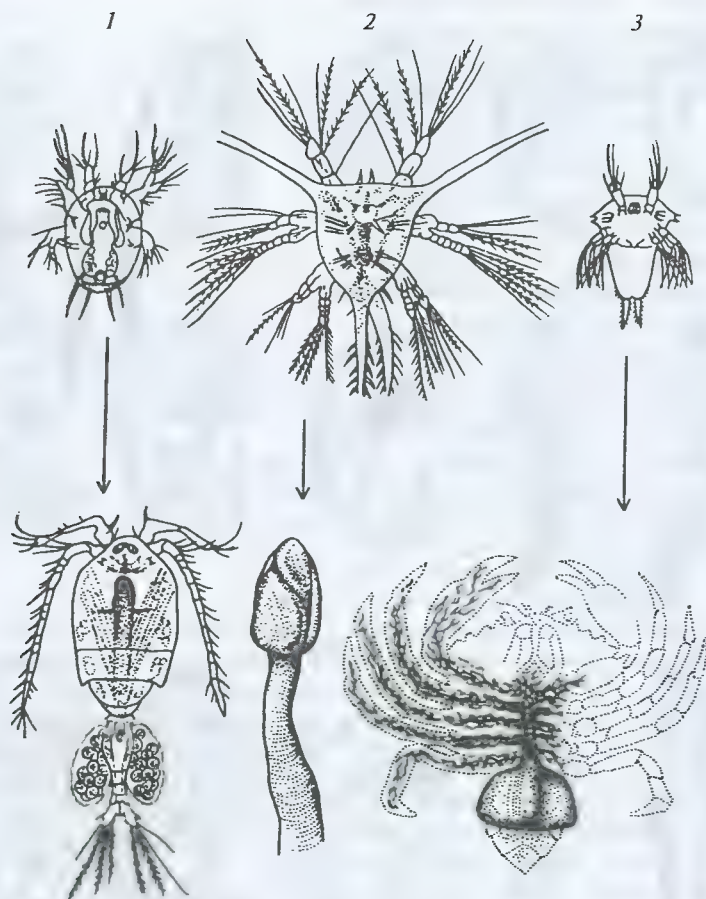
Р и с. 6.21. Явление зародышевого сходства. Эмбрионы всех позвоночных на ранних стадиях развития более сходны друг с другом, чем на более поздних стадиях (по Э. Геккелю, 1866). Размеры изображенных существ различны и некоторые детали опущены

«шар»; этой стадии онтогенеза соответствует строение современных кишечнополостных (например, гидры). У всех позвоночных животных на определенной стадии развития существует хорда (спинная струна); вероятно, у предков позвоночных хорда существовала всю жизнь.

Строение личиночных форм нередко позволяет устанавливать родственные связи взрослых организмов, порой неузнаваемо различающихся. Для многих низших ракообразных характерна личинка науплиус с

тремя парами конечностей и одним глазком (рис. 6.22). Взрослая форма непохожа на ракообразное, но науплиус отличается только роговидными выступами. Такие же «рожки» у науплиуса саккулины (*Sacculina*) (рис. 6.22, 3). Это усоное во взрослом состоянии паразитирует в тканях высших ракообразных, прорастая в них корневидными выростами, полностью теряя облик ракообразного.

Принцип рекапитуляции отнюдь не ограничивается лишь морфологическими из-



Р и с. 6.22. Большое сходство науплиусов (планктонных личинок низших ракообразных) доказывает филогенетическое родство внешне непохожих взрослых форм (по В.Н. Беклемишеву, 1964):

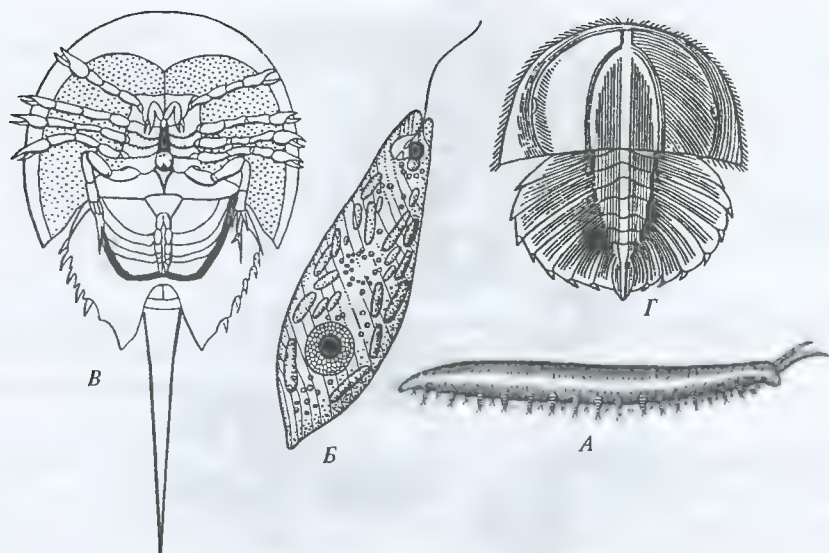
1 — веслоногий рачок (*Calanus*); 2 — усоное ракообразное (*Lepe*); 3 — корнеголовый паразитический рачок (*Sacculina*) в теле краба

менениями. В процессе эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевой кислоты (конечного продукта обмена пуринов). Так, у некоторых рептилий и птиц конечный продукт такого обмена — мочевая кислота, у земноводных и большинства рыб — мочевины, у беспозвоночных — аммиак. Эмбриохимические исследования показали, что зародыш птиц на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних — мочевины, а на последних стадиях развития — мочевую кислоту. Сходным образом у головастиков — личинок бесхвостых амфибий — конечный продукт обмена

на — аммиак, а у взрослых лягушек — мочевины.

Эти факты показывают на действие принципа рекапитуляции и среди физиолого-биохимических признаков.

Концепция рекапитуляции помогает восстановить ход эволюционного развития многих групп и органов, палеонтологические материалы по которым отсутствуют или недостаточны. О современном состоянии этой концепции, о путях ее развития и уже известных ограничениях в применении этого метода исследования эволюции говорится в гл. 14.



Р и с. 6.23. Примеры ныне существующих форм: А — перипатус (*Peripatus laurocerasus*), несущий признаки членистоногих и кольчатых червей; Б — эвглена (*Euglena viridis*), соединяющая признаки животных и растений; В — мечехвост (*Limulus polyphemus*), занимающий промежуточное положение между современными типичными членистоногими и ископаемыми трилобитами; Г — личинка мечехвоста, похожая на личинку трилобита (по И.И. Шмальгаузену, 1969)

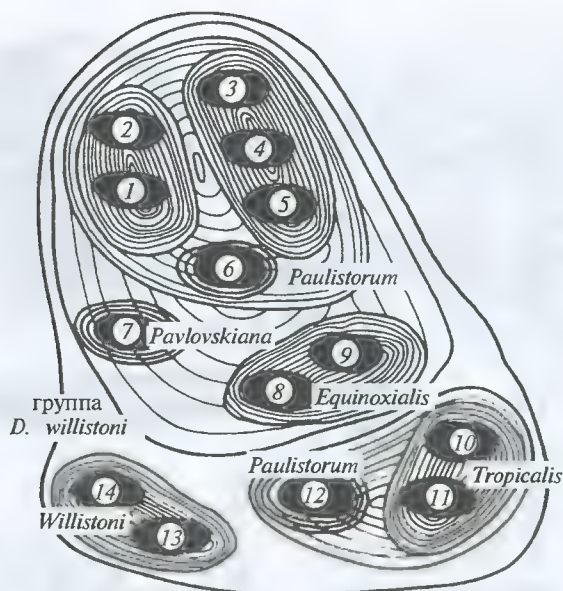
Методы систематики. Известно, что задача систематики — дисциплины, посвященной классификации организмов, — создание их естественной филогенетической системы. Поэтому выяснение систематического положения той или другой формы относительно других форм всегда связано с решением эволюционных проблем восстановления генеалогии, путей эволюционного развития сравниваемых групп.

Вклад теоретической систематики в эволюционное учение огромен. Перечислим лишь некоторые направления мысли: принципы стратиграфии, корреляции и иерархии признаков (Ж. Кювье), понятия родословного древа и филогенеза (Э. Геккель), адаптивная и инадаптивная специализация (В.О. Ковалевский), иерархия внутривидовых групп (подвид — раса — племя, А.П. Семенов-Тянь-Шанский), концепция политипического вида (Э. Майр и др.), неравномерность темпов эволюции групп (Дж. Симпсон) и органов (О. Абель, Н.Н. Воронцов), уровни эволюции — грады и клады (Дж. Хаксли) и мн. др. Любое обстоятельное исследование систематики любой группы ор-

ганизмов в качестве основного результата имеет построение филогенетической системы — системы развития группы.

Переходные формы. Несмотря на то, что между крупными естественными группами животных, растений и микроорганизмов, как правило, существуют глубокие разрывы, вызванные вымиранием промежуточных форм, в ряде случаев мы обнаруживаем переходные формы. Существование форм, сочетающих в своем строении признаки разных типов организации и занимающих поэтому промежуточное систематическое положение, определяется общим родством организмов. При таком родстве между отдельными, далеко отошедшими друг от друга крупными ветвями древа жизни могут существовать мелкие ветви, носящие промежуточный характер (рис. 6.23).

Одним из примеров переходных форм между оболочниками (наиболее примитивной группой хордовых) и позвоночными животными служит род ланцетников, для которых характерны все основные признаки хордовых, но развиты они незначительно (А.О. Ковалевский).



Р и с. 6.24. Микрофилогенез дрозофил группы *Willistoni* можно восстановить на основании экспериментов по скрещиванию, анализа строения хромосом и биохимического полиморфизма. Иерархия филогенетических форм в данном случае должна быть описана так: популяция — подвид — полу-вид — вид — надвид (по Б. Спасскому и др., 1971)

Drosophila willistoni представлена двумя географически изолированными подвидами (13, 14), вид *D. equinoxialis* также представлен двумя подвидами (8, 9) с еще более глубокой репродуктивной изоляцией между ними: вид *D. paulistorum* состоит из шести полувидов (группы популяций 1 и 2, 3 и 5 обитают симпатрически, между ними существует полная репродуктивная изоляция в природе, но особи этих групп из разных местностей могут скрещиваться в лабораториях). Представители всех шести видов не скрещиваются ни в природе, ни в лаборатории (редкие лабораторные гибриды всегда стерильны). В то же время различия между *D. willistoni* и остальными пятью видами больше, чем между остальными пятью видами

Существование промежуточных форм в современном органическом мире — свидетельство единства организации крупных стволов древа жизни и единства их происхождения.

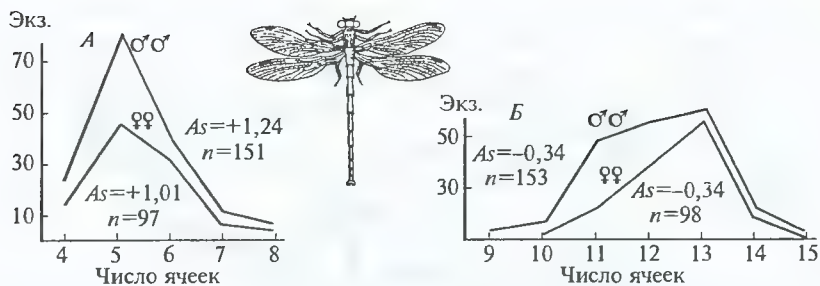
Микросистематика. Начиная с классических работ П.П. Семенова-Тян-Шанского в случае хорошо изученных групп видов возникала возможность выявления их внутривидовой структуры — *подвидов, рас* и других группировок (микросистематика). Такое изучение имеет важное значение для понимания особенностей микроэволюции. Сейчас ясно, что в системе вида могут существовать сложные иерархические взаимоотношения популяций и их групп.

При этом выявление истинного филогенетического родства таких группировок, необходимое для определения внутривидовых таксономических категорий, оказывается в

то же самое время и восстановлением их микрофилогенеза — путей исторического развития отдельных частей видового населения и вида в целом (рис. 6.24).

Популяционная морфология. А. Уоллес в XIX в. приводил вариационные ряды значений исследуемых признаков для небольших групп особей. С распространением *популяционного мышления* (см. гл. 7) морфологические исследования также оказались удобным оружием для изучения текущих процессов микроэволюции. *Популяционно-морфологические методы позволяют улавливать направления естественного отбора по изменению характера распределения значений признака в популяции или при сравнении разных популяций* (рис. 6.25, А, Б).

Морфологические методы позволяют выделять среди однородной группы призна-



Р и с. 6.25. Асимметрия в распределении значений количественного признака может показать направление давления естественного отбора (по А.В. Яблокову, 1966).

Число ячеек на определенных участках крыла стрекозы *Lestes sponsa*

ков те, которые находятся под большим или меньшим давлением со стороны отбора (рис. 6.26), хотя в этом случае само адаптивное значение признака может быть вскрыто лишь дополнительными эколого-физиологическими исследованиями. Одной из трудностей в применении морфологических методов к изучению процесса микроэволюции является сложность разграничения действия современных эволюционных факторов от изменчивости, определяемой широкой *нормой реакций*. Так, получивший одно время широкое распространение в нашей стране *метод морфофизиологических индикаторов* (С.С. Шварц), позволяющий различать физиологическое состояние популяций животных и направления ее адаптивной перестройки, часто оказывался скомпрометированным тем обстоятельством, что за эволюционно значимые индикаторы принимались мимолетные, кратковременные и обратимые изменения.

Изучение микроэволюционного процесса с помощью морфологических методов является содержанием нового направления в современной морфологии — *популяционной морфологии*, дисциплины, тесно связанной с популяционной генетикой и экологией.

Экологические методы. Экология, изучая условия существования и взаимоотношения между живыми организмами, играет важную роль в познании процессов эволюции.

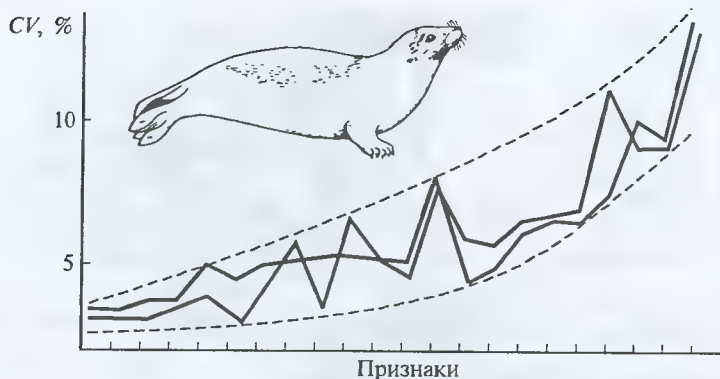
Весь эволюционный процесс является адаптацiogенезом — процессом возникновения и развития адаптаций; эко-

логия вскрывает значение этих адаптаций. Например, экологи показали, что при колонизации островов виды с высокой скоростью размножения (*r*-стратегия, см. гл. 10) имеют больше преимуществ. На поздних стадиях колонизации по мере «насыщения» фауны и флоры преимущества получают виды с меньшими потенциями размножения, но обладающие высокой конкурентной способностью (*K*-стратегия).

Эволюционные изменения хорошо прослеживаются и на примере взаимоприспособленности видов друг к другу, что играет важную роль в создании динамического равновесия и устойчивости экосистемы. В Центральной Америке и Мексике при отсутствии муравьев (*Pseudomyrmex ferruginea*), обычно поселяющихся колониями во вздутых шипах акации (*Acacia cornigera*), это дерево погибает из-за объедания ее листья другими насекомыми. Бабочка-монарх (*Danaus plexippus*) делается несъедобной для хищников из-за накопления в теле при поедании листьев ядовитых растений высокотоксичных гликозидов. Примеров такого рода множество.

Для обоснования теории естественного отбора чрезвычайно важными оказались опыты экологов на модельных популяциях по изучению роли окраски, поведения и формы тела у некоторых насекомых (см. гл. 11).

Данные экологии позволяют уточнить и углубить доказательства эволюции из других областей биологии посредством выяснения роли конкретных адаптаций.



Р и с. 6.26. Значения коэффициента вариации, резко выпадающие из «потока изменчивости» группы признаков, могут показывать на отношение данного признака к давлению отбора. В черепных промерах гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandica*) пониженным значением коэффициента вариации отличаются размеры слуховой кости, а повышенной — носовой кости. Первый признак крайне важен и жестко контролируется отбором во все периоды онтогенеза, второй — малозначим (по А.В. Яблокову, 1966)

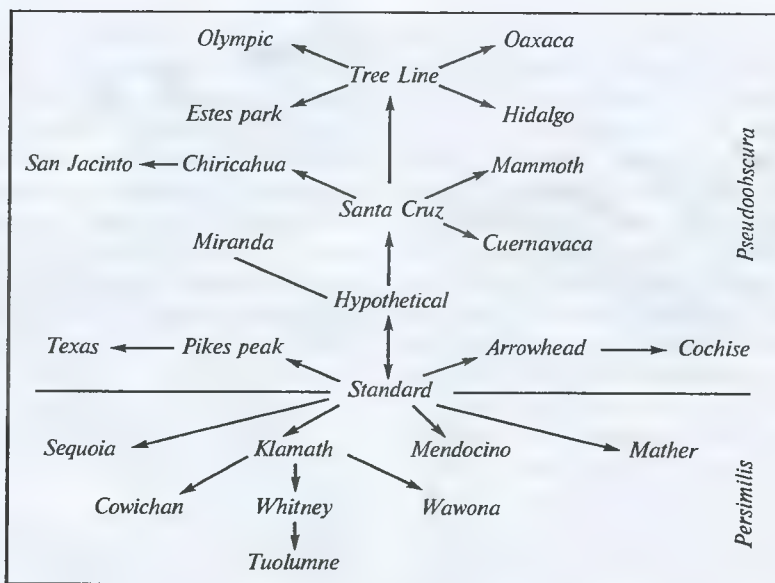
Генетические методы изучения эволюции разнообразны. Это и прямое определение генетической совместимости сравниваемых форм (например, посредством гибридизации), и анализ цитогенетических особенностей организмов. Изучением повторных инверсий в определенных хромосомах у разных популяций одного и того же или близких видов можно с большой точностью восстановить последовательность возникновения таких инверсий, т. е. восстановить микрофилогенез таких групп (рис. 6.27). Анализ числа и особенностей строения хромосом в группах близких видов часто позволяет выявлять направления возможной эволюции генома таких форм, т. е. выяснять их эволюционные взаимоотношения. На рис. 6.28 приведены хромосомные наборы ряда близких форм, которые могли возникнуть лишь в процессе последовательной полиплоидизации генома исходного типа, а в табл. 6.4 — примеры рядов полиплоидных видов у некоторых растений.

Методологически важным результатом проникновения генетики в эволюционное учение стало широкое распространение экспериментальных подходов в решении эволюционных задач, а также применение точного (сравнительно с тем, что есть в других разделах биологии) аппарата генетических понятий.

Т а б л и ц а 6.4. Примеры полиплоидных рядов у некоторых покрытосеменных (по С.М. Гершензону, 1991)

Род	Основное гаплоидное число хромосом	Числа хромосом у видов данного рода
Пырей	7	14, 28, 42, 56, 70
Овес	7	14, 28, 42
Роза	7	14, 21, 28, 35, 42, 56, 70
Земляника	7	14, 28, 42, 56, 70, 84, 98
Люцерна	8	16, 32, 48
Сахарный тростник	8	48, 56, 64, 72, 80, 96, 112, 120
Свекла	9	18, 36, 54, 72
Хризантема	9	18, 27, 36, 45, 54, 63, 72, 81, 90
Щавель	10	20, 40, 60, 80, 100, 120, 200
Хлопчатник	13	26, 52

Разработка современного эволюционного учения немыслима вне генетических подходов и методов. Развитие популяционной морфологии, фено- и геногеографии, микросистематики, кариосистематики и других «промежуточных» дисциплин (определяющих в известной мере современный



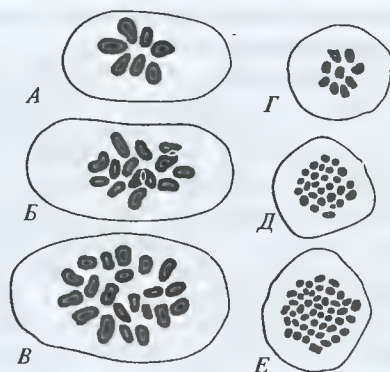
Р и с. 6.27. Восстановление микрофилогенеза группы по инверсиям хромосом. Только в таком порядке могли возникнуть друг от друга обозначенные формы. Редкий случай надежного восстановления микрофилогенеза. Филогенетические взаимоотношения подвидов и видов в группе *Drosophila pseudoobscura* — *D. persimilis*, реконструированные на основе распространения сложных инверсий в третьей хромосоме (по Ф.Г. Добржанскому. 1970)

этап развития эволюционного учения) наглядно иллюстрирует эту ведущую роль генетики.

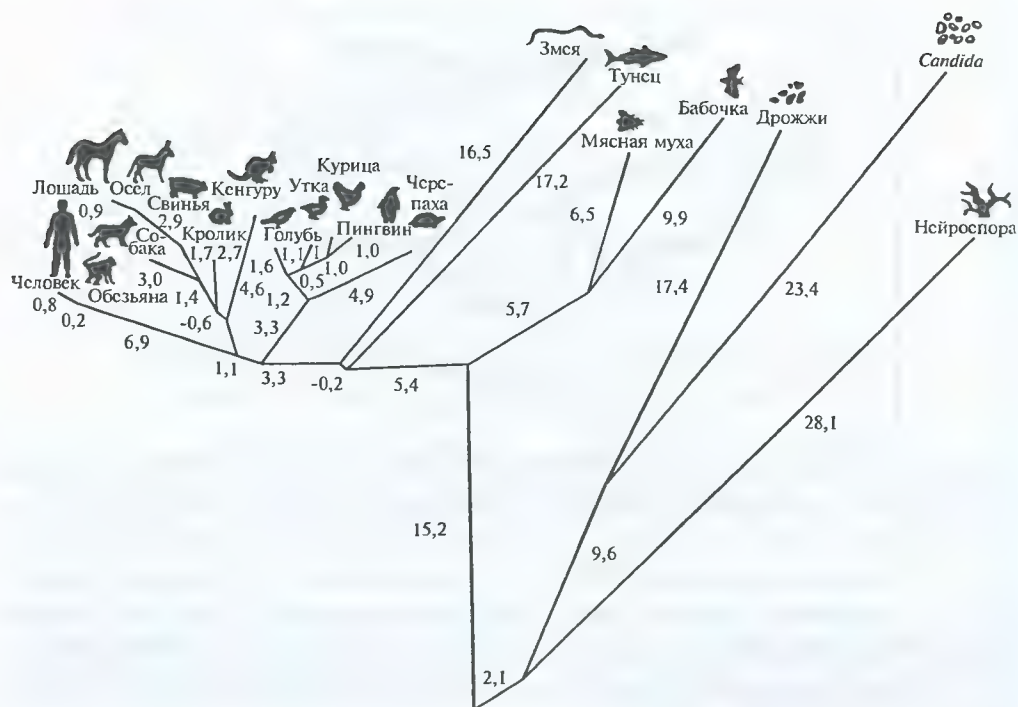
Методы молекулярной биологии. Уже Ч. Дарвин сделал успешные попытки использовать биохимические показатели для установления систематической принадлежности тех или иных форм. Однако только начиная с середины XX в. биохимические и молекулярно-биологические методы вышли, пожалуй, на передовые рубежи в изучении эволюционного процесса. По аналогии с изучением эволюции органов и онтогенеза в XIX — начале XX в. возникло целое направление изучения «молекулярной эволюции» (М. Кимура, В.А. Ратнер и др.). Здесь мы рассмотрим лишь некоторые из методов молекулярной биологии, широко применяющихся ныне для изучения эволюционного процесса.

Выяснение строения нуклеиновых кислот и белков. На молекулярном уровне процесс эволюции связан с изменением состава нуклеотидов (в ДНК и РНК) и аминокислот (в белках). На современном этапе развития молекулярной биологии можно анализировать число различий

в последовательностях элементов нуклеиновой кислоты или белка разных видов, судить по этому показателю о степени их отличий. Поскольку каждая замена аминокислоты в белке может быть связана с изменением од-



Р и с. 6.28. Возникновение видов посредством полиплоидизации. А—В — хромосомные наборы в первой метафазе мейоза трех видов пшеницы: *Triticum aestivum*, $n = 7$; *T. dicoccoides*, $n = 14$; *T. aestivum*, $n = 21$; Г—Е — то же, для видов хризантем: *Chrysanthemum makinoi*, $n = 9$; *Ch. indicum*, $n = 18$; *Ch. japonense*, $n = 27$ (по А. Мюнтцингу, 1967)



Р и с. 6.29. Филогенетические дистанции между разными организмами, построенные на основании количественных изменений молекулярной структуры белка цитохрома С. Цифры — число мутаций (по А.Ф. Айяла, 1981)

ного, двух или трех нуклеотидов в молекуле ДНК, компьютерными методами можно вычислить максимальное и минимальное число нуклеотидных замен, необходимых для замещения аминокислот в белке.

Получаемая таким образом информация поддается дальнейшей количественной оценке: при сравнении ряда организмов можно установить и степень различий (меру эволюционной дивергенции) макромолекул. Другое важное преимущество изучения эволюции методами молекулярной биологии — возможность сравнения сколь угодно далеких организмов — растений и животных, грибов и микроорганизмов. На рис. 6.29 показан результат изучения филогенетических отношений 20 разных организмов на основе определения минимального числа возможных нуклеотидных различий между генами, кодирующими синтез белка цитохрома С. Можно видеть, что в общем эти данные хорошо совпадают с выводами классической систематики. Сейчас построены многие сотни филогенетических деревьев

макромолекул. При общем принципиальном совпадении с классическими эволюционными схемами эволюции крупных групп, молекулярными методами оказалось возможным вскрыть немало важных особенностей. Так, при анализе РНК, кодируемой не только ядерными генами, но и клеточными органеллами у растений, выяснилось, например (К. Вууз), что ядерная фракция р-РНК кукурузы (*Zea mays*) относится к ветви эукариот, а фракции из митохондрий и хлоропластов — к ветви эубактерий. Этот факт является мощным аргументом в пользу симбиотического происхождения эукариот: возникновения митохондрий от пурпурных бактерий, а хлоропластов — от цианобактерий (см. рис. 5.3). При реконструкции древа глубин (В.А. Ратнер) удалось показать, что средняя скорость эволюции этих белков у животных заметно возросла 400—500 млн. лет назад (период выхода позвоночных на сушу), когда глобин позвоночных приобрел тетрамерную структуру. Построение филогенетического древа генов, кодирую-

щих синтез гемагглютининов НЗ вируса гриппа показало, что скорость эволюции эпидемических вариантов этого вируса (испанка 1918—1919 г., гонконгский грипп в середине — второй половине XX в. и др.) в несколько раз выше скорости эволюции не-эпидемических штаммов. Аналогичные построения для вируса ВИЧ показали, что этот вирус очень близок к одному из вирусов обезьян. Он существовал в Центральной Африке до 1960 г., появился на о. Гаити в середине 70-х гг. и в США — к 1978 г. Он распространяется ныне благодаря способности изменяться с невероятной скоростью — увеличивает агрессивность даже в теле одного человека на протяжении 1,5—2 лет.

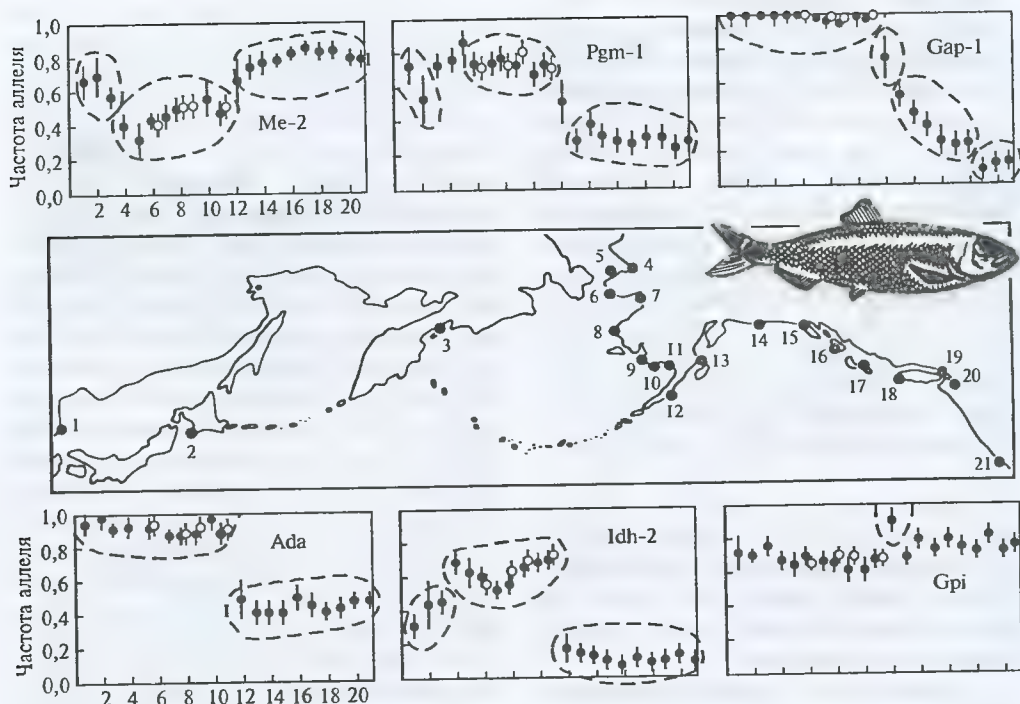
Молекулярный филогенетический анализ сегодня стал одним из главнейших методов выяснения филогенетических взаимоотношений самых разных групп живых существ и помогает решать немало спорных вопросов макроэволюции.

Другим методом изучения эволюционного процесса на молекулярном уровне является оценка эволюционных изменений по степени сходства первичной структуры нуклеиновых кислот у различных групп организмов посредством гибридизации ДНК. Хотя около 90% ДНК не кодирует белков, тем не менее изучение ДНК позволяет оценивать филогению генов. Нуклеотидные последовательности позволяют судить об эволюции генов точнее, чем другие методы молекулярной биологии. Расщепленная на отдельные нити ДНК одного организма «гибридизируется» с молекулами ДНК другого вида и в зависимости от того, насколько различаются последовательности нуклеотидов, гибридизация захватывает большие или меньшие участки нитей ДНК. Этим достигается количественная оценка эволюционных изменений, происшедших со сравниваемыми видами. ДНК человека оказывается гомологичной ДНК макаки на 66%, быка — на 28, крысы — на 17, лосося — на 8, бактерии кишечной палочки — на 2%.

Изучение особенностей эволюции на молекулярном уровне привело к идее *молекулярных часов*, не только отражающих, но

и регулирующих эволюционный процесс. Такие расчеты основаны на предположениях о накоплении изменений в информационных макромолекулах с постоянной скоростью. Однако оказалось, что для растений, отличающихся в целом исключительно высокой скоростью эволюции первичной структуры ДНК, концепция молекулярных часов неприемлема: ДНК растений из разных семейств отличается в такой же степени, как ДНК животных разных классов. У растений в ходе эволюции очень быстро могут меняться и повторяющиеся, и уникальные последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК. Скорость эволюции макромолекул в разных филогенетических линиях растений оказывается далеко не одинаковой. Так, темпы накопления изменений в нуклеотидных последовательностях у линий, ведущих к цветковым, более чем в 10 раз выше, чем в линии высших нецветковых. При изучении генов актинов было выявлено, что различия между близкими видами у растений превышают таковые разных классов у животных. Поэтому скорость хода молекулярных часов оказывается резко различной в разных группах, а также, по-видимому, в разные геологические эпохи (см. также гл. 15, 20).

Иммунологические методы. Биохимия располагает специальными методами исследования, позволяющими с большой степенью точности выяснить «кровное родство» разных групп. При сравнении белков крови используется способность организмов вырабатывать (в ответ на введение в кровь чужих белков) антитела, которые затем можно выделить из сыворотки крови и определить, при каком разведении эта сыворотка будет реагировать с другой, сравниваемой сывороткой (реакции *преципитации*). Такой анализ показал, например, что ближайшие родственники человека — высшие человекообразные обезьяны, а наиболее далекие среди приматов — лемуры. Обнаружено серологическое сходство крови хищных млекопитающих с ластоногими, близость птиц к крокодилам и черепахам (птицы оказываются филогенетически ближе к крокодилам, чем крокодилы к змеям). Показаны глубокие серологические различия между



Р и с. 6.30. Пример феногеографического анализа по частотам аллозимов (Me-2, Pgm-1, Gap-1, Ada, Idh-2, Gpi) популяционной структуры тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) (по В. Грант, Ф. Уттер, 1984):

1—21 — места сбора материала, пунктиром выделены возможные популяционные группировки

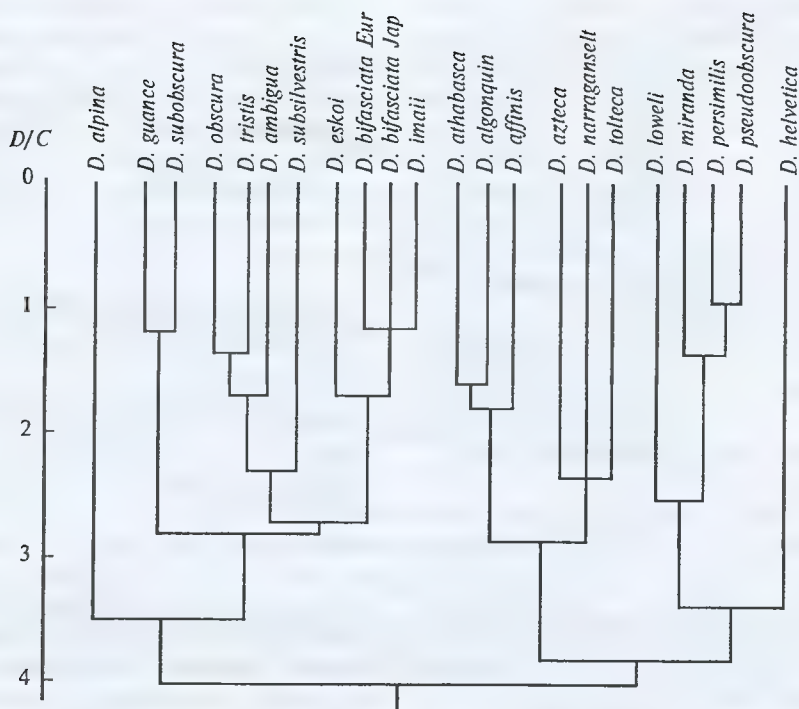
хвостатыми и бесхвостыми амфибиями; найдены черты сходства по реакции преципитации между хордовыми и иглокожими и т. д. Подобные методы исследований применимы и к растениям.

Биохимический полиморфизм. Начиная с 60-х годов в практику микроэволюционных исследований широко входит метод изучения вариаций белков, обнаруживаемых с помощью электрофореза (Р. Левонтин). С помощью этого метода можно с большей точностью, чем прежде, определять уровень генетической изменчивости в популяциях, а также степень сходства и различия между популяциями по сумме таких вариаций.

Различия между популяциями по биохимическим показателям можно наглядно определять на карте (рис. 6.30) либо на дендрограмме, построенной по коэффициентам сходства и различий (рис. 6.31).

По частотам электроморф можно исследовать внутривидовую пространственно-генетическую структуру и выявлять динамику этой структуры, т. е. исследовать начальные стадии процесса микроэволюции (см. гл. 8, 9).

При биохимических сравнениях ныне живущих организмов показано, что ранние метаболические звенья синтеза стерина, каротиноидов, вторичных метаболитов, реакции гликолиза и дыхания у многих растений и животных сходны и не нуждаются в участии кислорода. Завершающие же стадии многих метаболических путей, особенно у высокоорганизованных существ, протекают с его участием. Это свидетельствует об их эволюционной молодости и сложении в аэробной фазе истории Земли. Таким образом, с помощью биохимических методов (и в том числе молекулярно-биологических) можно исследовать эволюционные процессы самого разного масштаба. Несомненно,



Р и с. 6.31. Пример построения филогенетических отношений в виде дендрогаммы на основании данных электрофореза белков: взаимоотношения между видами дрозофил группы *D. pseudoobscura*. D/C — среднее число аминокислот, по которым различаются ферменты разных видов (из С.М. Гершензона, 1979)

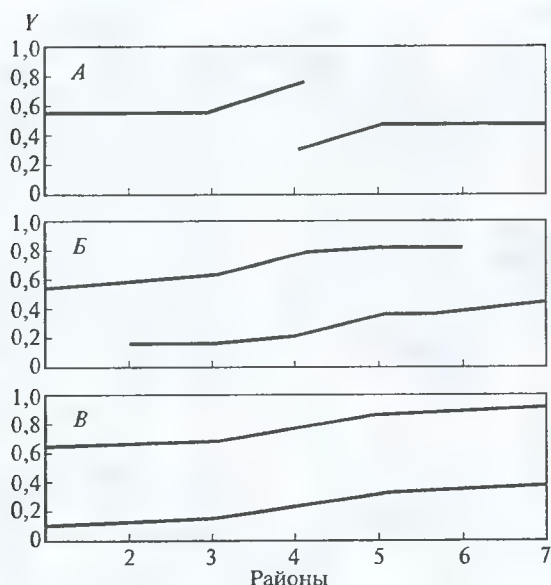
что в ближайшие годы арсенал этих методов должен существенно расшириться, учитывая значительное развитие исследований в этой области.

Методы моделирования эволюции. В последние десятилетия появилась возможность моделировать эволюционный процесс¹. Конечно, сложность организации жизни такова, что пока невозможно надежное моделирование развития экосистемы или целой группы, но влияние отдельных эволюционных факторов на популяцию и вид в целом поддается моделированию. Пока такое моделирование неизбежно связано с принятием целого ряда упрощающих условий (например, рассматриваются обыч-

но лишь двулокусные генетические системы, принимается равновероятной возможность скрещивания особей в популяции друг с другом и другие упрощения, далекие от природных ситуаций). Но и при таких ограничениях моделирование иногда помогает уже сейчас решать ряд эволюционных задач. Моделирование эволюционного процесса позволяет, в частности, исследовать возможные влияния отдельных факторов на ход эволюции, их взаимодействие, выяснить в некоторых случаях возможные направления и результаты процесса эволюции (рис. 6.32). Математическое моделирование показало (А.Н. Колмогоров, 1935), что наибольшие темпы изменения популяций должны быть не в больших и не в малых изолированных популяциях, а в средних по величине, с периодически возникающими потоками генов между ними.

При применении быстродействующих ЭВМ с большой памятью возникает возможность как бы резко ускорить «процесс

¹ Как известно, под моделированием понимается метод опосредованного исследования, при котором исследуется не сам объект, а вспомогательная система (модель), способная заменять объект на определенных этапах познания; такое исследование в конечном счете может дать информацию о самом моделируемом объекте.



Р и с. 6.32. Пример моделирования эволюции: распространение признака Y (форма рыла: острорылость — тупорылость) в популяциях ленка *Brachymysrax* в Азии: A — стадия расхождения признаков в районе первого контакта; Б — промежуточное состояние; В — возникшее стационарное состояние по данной паре признаков (из М.В. Миной, 1985)

эволюции» и составить прогноз развития эволюционных событий при различном сочетании условий (см. также раздел 15.8).

Особое внимание при моделировании процесса эволюции приходится уделять выбору необходимых и достаточных исходных предпосылок. Можно заложить в машину и «проиграть» различнейшие варианты взаимодействия тех или иных эволюционных сил в той или иной «обстановке», но если упустить какой-либо один из ведущих компонентов, то результаты моделирования могут получиться обратные реально существующим в природе. Определить набор необходимых и достаточных предпосылок для создания модели — дело очень сложное. Такие работы целесообразно организовывать только в тесном контакте математиков и биологов.

Другие методы изучения эволюции. На основании данных, полученных сравнительной физиологией, можно проследить эволюционное развитие тех или иных функций. Так, по обмену веществ грибы ближе стоят к животным, чем к растениям (А.Н. Белозерский), что служит еще одним основанием для выделения их в самостоятельное царство.

Значительный интерес для выяснения тонких особенностей протекания процесса эволюции представляет *изучение поведения животных (этология)*, на что много внимания обращал Ч. Дарвин. У близких видов, недавно дивергировавших от общего предка, сохраняется (или рекапитулирует в процессе онтогенеза) множество общих мелких черт поведения (К. Лоренц, Н. Тинберген и др.). Некоторые характерные древние черты поведения у птиц и млекопитающих могут быть не менее важными показателями происхождения от общих предков, чем гомологичные органы или другие классические сравнительно-анатомические доказательства.

В некоторых случаях эффективным оказывается использование *паразитологического метода* изучения эволюции. Многочисленными исследованиями доказано, что эволюция паразитов и хозяев протекает сопряженно. Известно также, что в некоторых группах паразиты оказываются специфическими для видов, родов или семейств. Поэтому по присутствию определенных паразитов порой можно с большой точностью

судить о филогенетических связях видов — хозяев этих паразитов.

По-видимому, любая биологическая дисциплина обладает своим специфическим набором методов изучения эволюционного процесса, и достаточно полное их перечисление практически невозможно в рамках одного курса.

6.3. Особенности изучения микро- и макроэволюции

Для анализа микроэволюции — процессов, текущих внутри вида на протяжении сравнительно коротких отрезков времени, — *применяют комплекс популяционных методов*. Для изучения микроэволюции характерно также проведение экспериментов (не только генетических, например гибридологического анализа, но и экологических, таких, как эксперименты по борьбе за существование, естественному отбору и пр.), а также расшифровка так называемых «природных экспериментов», постоянно возникающих в природе (возникновение и нарушение разного рода эволюционных барьеров между популяциями, вселение новых форм и т. д.).

Много микроэволюционных ситуаций можно исследовать и в наши дни при анализе результатов антропогенного влияния на живую природу. При этом прежде единые ареалы популяций дробятся на части, возникают новые или исчезают старые изоляционные барьеры, изменяется (порой резко) давление эволюционных факторов. Интересной задачей оказывается достаточно точный учет таких изменений и реакций на них природных популяций тех или иных видов. К сожалению, в большинстве случаев мы не успеваем зафиксировать исходные состояния популяций до начала антропогенного воздействия и лишаемся тем самым возможности оценить величину и скорость происшедших впоследствии микроэволюционных изменений.

Однако уже сейчас накопилось немало данных по микроэволюционным изменениям, например, происшедшим со многими видами и популяциями в результате случай-

ной или направленной акклиматизации растений, беспозвоночных, рыб, птиц и млекопитающих. Есть много данных по *возникновению устойчивости* членистоногих и позвоночных к используемым против них пестицидам, а растений — к гербицидам. Есть интересные данные *повышения толерантности растений* к содержанию в среде тяжелых металлов и других загрязняющих веществ. Все это заслуживает тщательного анализа с позиций исследования процессов микроэволюции. Популяционные методы исследования сейчас проникают в палеонтологию, биохимию, этологию и многие другие науки.

Для анализа макроэволюции — процессов, текущих на протяжении десятков и сотен миллионов лет, — применяются не менее разнообразные методы. Среди них на одном из первых мест стоит комплекс *палеонтологических методов*: сбор материала и восстановление облика ископаемых форм, их экологии, биогеографии, анализ веществ биогенного происхождения, изучение микроскопических ископаемых организмов и т. д. Для анализа макроэволюции успешно используется изучение современных форм. *Сравнительно-морфологические методы* изучения эволюции служат для установления родства форм по степени сходства в их строении. *Эмбриологический метод* изучения эволюции основан на сравнении ранних этапов онтогенеза разных организмов; при этом иногда удается выявить предковые признаки, исчезающие на более поздних стадиях развития¹. Анализ белков и нуклеиновых кислот позволяет устанавливать сходство и различие разных организмов; эти и другие биохимические методы чаще всего применяются при молекулярно-биологическом подходе к изучению эволюционного процесса. *Биогеографические методы* позволяют восстанавливать историю распространения, расцвета и увядания разных групп в пространстве биосферы. *Паразитологические методы*, основан-

¹ Совокупность сравнительно-анатомических, сравнительно-эмбриологических и палеонтологических методов в изучении эволюции со времен Э. Геккеля называют *методом тройного параллелизма*.

ные на теснейшем эволюционном единстве паразитов со своими хозяевами, позволяя в ряде случаев по паразитофауне строить обоснованные предположения об эволюции отдельных видов, родов, семейств хозяев. Изучение тонких особенностей поведения животных — *этологические методы* — позволяет устанавливать родство между группами на основании гомологии генетически обусловленных элементов поведения. *Физиологические методы* изучения эволюции, основанные на сопоставлении особенностей обмена веществ и проявлении функциональных особенностей у разных организмов, также помогают воссоздавать пути происхождения тех или иных форм.

6.4. Необходимость комплексного подхода к изучению эволюции

Из кратко описанных в этой главе основных методов изучения эволюционного процесса вытекает один принципиально важный вывод: *нет ни одного «абсолютного» или совершенного метода для изучения особенностей протекания процесса эволюции.*

Наши представления об эволюции, опиравшиеся длительное время на классические методы, существенно расширяются с помощью новейших методов молекулярной биологии. Изучение процесса видообразования, сначала проводившееся только на основе морфологических и биогеографических методов, существенно дополнено генетическими, физиологическими, а в последнее время и биохимическими подходами. Изучение процессов эволюции экосистем, проводившееся на основе восстановления вымерших флор и фаун, а также палеоэкологии существенно расширяется в связи с использованием методов математического моделирования, термодинамических и информационных подходов. Число таких приемов можно увеличить.

Показательна ситуация, сложившаяся в 80-е годы XX в. при изучении особенностей процесса микроэволюции с применением

морфофизиологических и биохимических методов. В ряде случаев результаты таких исследований, например, при определении сходства и различия популяций полностью совпадали, в других — не совпадали и даже давали прямо противоположные оценки. В конце концов после длительных споров о преимуществах того или другого подхода удалось показать, что эти данные и не стоит сравнивать — они отражают существенно разные стороны протекания процесса эволюции, и получаемые таким образом характеристики являются дополняющими одна другую (в соответствии с известным общенаучным *принципом дополнительности* Н. Бора).

Несмотря на сравнительно широкий спектр уже известных методов, было бы неверным считать, что возможности изучения эволюции в этом направлении исчерпаны. Параллельно с прогрессом в конкретных дисциплинах формируются все новые и новые методы изучения эволюции. Только за последние 15—20 лет возникли такие ныне широко распространенные методы исследования процесса эволюции, как изучение биохимического полиморфизма, популяционная морфология, цитогенетические и кариологические методы, методы молекулярной биологии. Факты свидетельствуют, что сейчас идет, по существу, активнейшее обновление и расширение фронта эволюционных исследований, последствием чего должно быть более глубокое понимание закономерностей процесса эволюции.

Эволюция — историческое развитие живого на Земле — в настоящее время предстает не в виде правдоподобной гипотезы, а в качестве неопровержимого факта, подтверждаемого суммой наших знаний из разных областей естественных наук.

В комплексе разные методы позволяют изучать эволюционный процесс от происхождения крупных групп и экосистем до возникновения новых популяций и видов.

Сопоставление различных подходов к изучению эволюции в XIX и XX вв. показы-

вает, что постоянно происходит углубление всех классических методов исследования и развитие новых. *Важная черта использования различных методов изучения эволюции — их взаимодополняемость*: методы палеонтологии органически сочетаются не только с морфологическими или био-

географическими, но и с биохимическими и генетическими; эмбриологические подходы естественно сочетаются не только с морфологическими, но и с физиологическими и биохимическими и т. д.

Наиболее общее и специфическое свойство живого — способность к самовоспроизведению на основе матричного принципа. Эта способность вместе с другими особенностями живых существ определяет существование четырех основных уровней организации живого (молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический).

Все уровни организации жизни находятся в сложном взаимодействии как части единого целого. В то же время на каждом уровне действуют свои закономерности, определяющие особенности эволюции всех форм организации живого. Специфические свойства жизни обеспечивают не только воспроизведение себе подобных (наследственность), но и необходимое для эволюции изменение самовоспроизводящихся структур (изменчивость).

Огромное число фактов из разных областей биологии свидетельствует, что процесс эволюции реально осуществлялся на протяжении нескольких миллиардов лет существования Земли. Разнообразные методы изучения эволюционного процесса позволяют выявить существенные черты эволюции любой группы живых организмов в прошлом, восстанавливать пути в направлении развития их целых сообществ, воссоздавать общую картину эволюционного развития больших пространств нашей планеты. Палеонтологические, биогеографические, морфологические, эмбриологические и другие методы исследования, используемые в совокупности, дают возможность проследить развитие жизни как планетарного явления. Данные молекулярной биологии, биохимии, биогеоценологии позволяют создать модель первых этапов возникновения жизни и образования биосферы Земли. Существует немало методов для изучения протекания эволюционного процесса и в меньших масштабах — микроэволюции.

Эволюция жизни на Земле — неоспоримый факт. В чем же причины эволюции живого? Каковы движущие силы и закономерности этой эволюции? Рассмотрение и анализ этих вопросов составляет основное содержание современной теории эволюции.

1. Сопоставьте предполагаемые пути возникновения жизни на Земле. В чем состоят нерешенные вопросы разных гипотез происхождения жизни?

2. Почему приходится говорить о неизбежности эволюционного развития жизни? В чем состоит геохимическая функция жизни на Земле?

3. Перечислите характерные особенности жизни, выделяя наиболее важные для протекания процесса эволюции.

4. В чем проявляются системность и организованность жизни на Земле?

5. Охарактеризуйте основные уровни организации жизни на Земле и докажете их несводимость друг к другу.

6. В чем нереальность в описании строения жизни на планете Солярис в фантастическом романе Ст. Лема «Солярис»?

7. Как можно доказать объективность процесса эволюции жизни на Земле?

8. В чем состоит существо метода тройного параллелизма и значение этого и подобных методологических подходов для решения спорных вопросов филогенеза отдельных групп (с примерами)?

9. Какими методами можно изучать эволюционные события в масштабе миллиардов лет? миллионов лет? десятков лет? В чем различие между методами изучения макро- и микроэволюционных процессов?

10. Приложим ли общенаучный принцип дополнительности Н. Бора к изучению эволюции?

11. Перед нами находятся лошадь, мышь, черепаха, бабочка, сона. Какими методами наиболее надежно можно установить филогенетические взаимоотношения (родство) этих форм?

12. Какие эволюционные процессы поддаются изучению методами популяционной биологии?

13. Можно ли с помощью методов молекулярной биологии изучать эволюционные процессы внутривидового масштаба?

14. Можно ли палеонтологическими методами изучать микроэволюцию? Какова разрешающая сила современных палеонтологических методов?

15. Какими биогеографическими методами можно изучать процессы микроэволюции?

16. Как доказать, что сравниваемые структуры гомологичные или аналогичные в случае их значительного внешнего сходства (например, вибриссы у млекопитающих и щетинки на теле насекомых, колючки у шиповника и колючки у барбариса)?

17. В чем принципиальное отличие рудиментов от атавизмов?

18. Какие немногие особенности организации живого на Земле необходимы и достаточны для моделирования процесса эволюции?

19. Можно ли предсказать направления эволюции жизни на Земле в будущем, опираясь на ее результаты в прошлом? Каковы здесь предполагаемые подходы и перспективы?

20. Перечислите характерные черты эволюции растений и животных, выделяя общие и специфические моменты.

21. Покажите взаимосвязь эволюции растений и животных на примере развития жизни в каком-либо геологическом периоде.

22. Оцените вклад методов разных наук в изучение процесса эволюции и возможные изменения в этом направлении в будущем.

23. Какова связь развития методов изучения эволюции с доказательствами объективности эволюционного процесса в живой природе?

“... я убежден, что Естественный Отбор был самым важным, но не исключительным, фактором изменения.”

Учение о микроэволюции

Ч. Дарвин

Учение о микроэволюции – центральный раздел современного эволюционного учения – рассматривает механизмы эволюционного процесса и включает главы, посвященные различным факторам эволюции, эволюционному материалу и эволюционному явлению, наконец, виду, видообразованию и возникновению различных адаптаций как главным результатам эволюционного процесса на этом уровне.

Строгий анализ в любой области возможен лишь тогда, когда удастся вычлениить и описать элементарные структурные единицы и протекающие в них процессы.

Он достигнут применительно к микроэволюционным событиям благодаря использованию идей и подходов генетики.

Микроэволюция изучает факторы и механизмы внутривидовой дифференциации, завершающиеся видообразованием. Именно здесь реализуется механизм всего грандиозного эволюционного процесса на Земле.

В классическом дарвинизме начальные стадии видообразования оставались неизученными, они как раз составляют основы современного учения о микроэволюции.

Возникновение учения о микроэволюции. Популяция — элементарная единица эволюции

На основе классических сравнительно-анатомических, эмбриологических, биогеографических, палеонтологических и других методов во второй половине XIX в. были выяснены многие закономерности эволюции применительно к крупным группам организмов в больших (геологические) интервалах времени (макроэволюция). В то же время начальные стадии процесса эволюции — собственно *механизм* эволюционного процесса, действующий при возникновении новых видов, — оставались малоизученными. В этой главе рассматривается более подробно элементарная эволюционная единица, без которой никакого эволюционного процесса быть не может, — популяция. Но перед этим кратко охарактеризуем весь микроэволюционный уровень исследования эволюции.

7.1. Главная особенность изучения микроэволюции

Как известно, строгий и достаточно точный анализ в любой области возможен лишь тогда, когда удастся вычлениить и описать *элементарные структурные единицы и явления*. В большинстве разделов биологии такое выделение пока не произведено. Однако благодаря использованию генетических идей и подходов оно стало возможным в отношении эволюционного процесса. *Микроэволюция — эволюционные изменения, которые идут внутри вида*

и приводят к его дифференцировке, завершаясь видообразованием¹.

В 30-е годы в результате интенсивного развития популяционной генетики возникла объективная возможность более глубокого познания самого механизма возникновения новых признаков (адаптаций) и в конце концов механизма возникновения видов, чем это было возможно раньше, лишь на основе наблюдений в природе. Крайне существенным моментом при этом оказалась возможность прямого эксперимента при изучении механизмов эволюции: благодаря использованию дрозофилы и других быстроразмножающихся видов организмов стало возможным экспериментально моделировать эволюционные ситуации и наблюдать протекание эволюционного процесса как бы через «лупу времени». Оказалось, что за короткое время экспериментатор мог получить результаты изменения многих десятков поколений дрозофил или многих сотен поколений микроорганизмов. А за такое время в изучаемых совокупностях удается наблюдать действительно значимые эволюционные изменения — возникновение тех или иных признаков и свойств, вплоть до возникновения репродуктивной изоляции от исходной формы.

¹ Термин «микроэволюция» был использован впервые Ю.А. Филипченко в 1927 г., для того чтобы подчеркнуть несводимость, на взгляд автора, процессов эволюции крупного масштаба к процессам видообразования. В современном смысле термин «микроэволюция» впервые был предложен Ф.Г. Добржанским (1937) и Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1938).

Такой экспериментальный подход сразу же выделил область изучения механизмов эволюции из всех других — по существу описательных — областей изучения эволюции. Благодаря возможности использования эксперимента оказывается возможным строго проанализировать действие любого желаемого фактора на возникновение адаптации, до тонкостей описать сам механизм возникновения адаптаций.

7.2. Понятие «популяция»

В любой области биологического исследования приходится в конце концов расчлнять подлежащий изучению материал на какие-то единицы, далее разумно не подразделимые в контексте данной области исследования. В генетике такой единицей оказывается ген, в систематике — вид, при изучении экосистем — биогеоценоз и т. д. Такое подразделение отражает дискретную природу жизни (см. раздел 4.1). *В эволюционном исследовании такой далее неподразделимой единицей оказывается популяция.* Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений или микроорганизмов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность видового населения всегда варьирует. Эта неравномерность может быть выражена в двух формах: в форме «островного» распределения групп особей или в форме «сгущений». Участки с относительно высокой встречаемостью особей данного вида чередуются с участками низкой плотности. Такие «центры плотности» населения каждого вида называют, как правило, популяциями.

Популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.

Из этого определения вытекает, что популяция — это всегда достаточно многочисленная группа особей, на протяжении большого числа поколений в высокой степени изолированная от других аналогичных групп особей.

Популяция — самая мелкая, элементарная группа особей из тех, которым присуща эволюция. Ни существующие немногие поколения «семья», «соседство» («neighborhood»), «панмиктическая единица» или другие выделяемые в генетических работах мельчайшие группировки особей, ни тем более отдельные особи не обладают собственной «эволюционной судьбой»: в масштабе эволюции их существование эфемерно, они погибают, не успев эволюционно измениться (если же на их основе в будущем разовьются более крупные группы особей, то они будут обладать иными признаками и свойствами).

Указание на минимальный размер вызвано необходимостью разграничения популяций от группы популяции, обладающей всеми далее перечисленными свойствами. Минимальный размер для самовоспроизводства на протяжении длительного числа поколений подразумевает численность, достаточную для выживания популяции при резких изменениях ее величины (достигающих тысячекратных величин). Конечно, популяция у позвоночных в период минимальной численности может составлять в редких случаях, наверное, всего несколько взрослых размножающихся особей. Но в среднем это всегда ближе к тысячам особей, чем к десяткам. Говоря о численности популяции, имеют в виду *эффективную величину численности* (N_e), т. е. число размножающихся животных; оно всегда ниже общего числа особей, составляющих популяцию.

Из сказанного ясно, что не все группы особей могут быть названы популяциями. Когда «популяциями» оказываются явно внутривидовые (семьи, деды, колонии и т. д.) или надвидовые группы (группы популяций разного ранга, вплоть до видового), принципиальных затруднений в применении данного выше определения не возникает. Однако в других случаях такие затруднительные ситуации возможны.

Нельзя ли признать популяцией пару размножающихся особей? Ведь через определенное число поколений потомство этих немногих единичных особей может достигнуть значительной численности и при благоприятных условиях от них может возникнуть новая популяция. Использование в этих случаях понятия «форма популяционного

ранга» (А.В. Яблоков), возможно, позволит избежать ненужных споров по поводу точного определения той или иной группировки в природе, когда эволюционные потенции ее очевидны, но предыстория — длительность самостоятельного самовоспроизведения — не может быть доказана. Введение такого понятия отразит объективно существующую порой *расплывчатость границ* между «хорошими» популяциями и «непопуляциями».

В заключение отметим, что данное определение популяции может охватить все группы организмов, кроме вирусов. Для этих форм пока не удается сформулировать даже операционального, рабочего определения понятия «популяция». После формулировки такого определения (что будет возможным после специального популяционного исследования этих форм в природе) станет ясным, есть ли необходимость учета этой формы жизни в определении понятия «популяция».

7.3. Основные характеристики популяции как эколого-генетической системы

Основные экологические характеристики популяции — *величина* (по занимаемому пространству и численности особей), *возрастная и половая структура*, а также *популяционная динамика*.

Популяционный ареал. Собственное пространство (ареал) оказывается одним из важных критериев популяции. Как часть вида популяция обладает определенным ареалом. Особи вне этого ареала выходят из состава популяции. Конечно, ареал популяции может расширяться, но для этого популяция должна освоить это новое пространство. Это произойдет лишь после включения его в обязательную для каждой популяции экологическую нишу. Пространство (ареал), занимаемое популяцией, может быть неодинаковым как для разных видов, так и в пределах одного вида. Например, в большом смешанном лесу средней полосы нашей страны, занимающем более или менее однородный участок местности, в определенном месте может расти небольшая группа деревьев, каких-либо кустарников

или многолетних трав, отделенная от других таких же групп особей этого вида расстоянием, обычно непреодолимым для пыльцы. Такая группа особей образует отдельную популяцию со сравнительно небольшим ареалом. На большом (в сотни гектаров) пойменном лугу может существовать популяция какого-нибудь одного растения. Одна популяция прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) может занимать от 0,1 га до нескольких гектаров; отдельные популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris*) — от одного до нескольких десятков гектаров и т. д.

Величина ареала популяции в значительной мере зависит от степени подвижности особей — *радиусов индивидуальной или, точнее, репродуктивной активности* (Н.В. Тимофеев-Ресовский). Если такой радиус невелик, то величина популяционного ареала обычно также невелика (табл. 7.1). У растений радиус репродуктивной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению.

Для животных различают и *трофический ареал*, который не всегда совпадает с *репродукционным* (с эволюционно-генетической точки зрения нас прежде всего интересует репродукционный ареал). Несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia ciconia*), обитающего летом в Европе, а зимой в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, а популяции аистов хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают сравнительно небольшую территорию.

Численность особей в популяции. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях. У насекомых и мелких растений открытых пространств численность особей в отдельных популяциях может достигать сотен тысяч и миллионов особей. С другой стороны, популяции животных и растений могут быть сравнительно небольшими по численности. Численность популяции стрекоз (*Leucorrhinia albifrons*) на одном из озер Подмосковья достигала порядка 30 тыс. особей, а численность десятков изученных популяций прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) — от нескольких со-

Таблица 7.1. Величина радиуса репродуктивной активности некоторых животных и растений

Вид	Радиус активности
Виноградная улитка (<i>Helix pomatia</i>)	Несколько десятков метров
Сельдь (<i>Clupea harengus</i>)	Несколько сотен километров
Песец (<i>Alopex lagopus</i>)	То же
Северный олень (<i>Ranqifer tarandus</i>)	Более ста километров
Ондатра (<i>Ondatra zibethicus</i>)	Несколько сотен метров
Серый кит (<i>Eschrichtius gibbosus</i>)	Несколько тысяч километров
Дуб (пыльца) (<i>Quercus petraea</i>)	Несколько метров

тен до несколько тысяч особей; численность одной из популяций земляной улитки (*Cerapaea nemoralis*) — лишь около 1000 экз.

Кратковременные группировки, состоящие даже из большого числа особей, нельзя еще считать популяциями. Так, например, сажка (*Syrnhaptcs paradoxus*) в отдельные годы встречается сравнительно большими группами за тысячи километров от своего обычного центральноазиатского пустынно-полупустынного ареала. Размножающиеся особи этого вида встречены даже в северо-западной Европе. Однако через одно-два поколения эти группы исчезают. Не являются популяциями и группы в несколько десятков рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*), более или менее устойчиво существующие на протяжении одного-двух поколений в пределах обычных мест обитания. Население подобных группировок периодически обновляется или полностью сменяется осенью за счет мигрирующих особей. Популяцией в настоящем примере будет все население рыжих полевок леса, включающее, видимо, несколько тысяч зверьков. Это более крупное объединение как самостоятельное эволюционное единство существует длительное время.

С вопросами о численности популяций связана проблема минимальных численностей. Минимальная численность — это такая численность, ниже которой популяция неизбежно исчезает по разным эколого-генетическим причинам. Численность популяции, как и остальные популяционные характеристики, варьирует. В каждом конкретном случае минимальная численность популяции

окажется специфической для разных видов. Вряд ли возможно эволюционно длительное существование популяции с численностью меньше нескольких сотен особей. Об этом стоит напомнить в связи с возникающей в наше время проблемой сокращения численности многих видов. По разным подсчетам, численность очень разреженной ныне популяции амурского тигра составляет около двухсот особей. Несмотря на строгие меры охраны, возможна ситуация, при которой случайное уменьшение численности (пожар, наводнение, отстрел и др.) сократит популяцию настолько, что оставшиеся единицы, не находя с достаточной частотой партнеров для размножения, вымрут на протяжении немногих поколений. В аналогичном положении могут оказаться и другие крупные животные или редкие растения (например, орхидея венерин башмачок, распространенная в центральных районах страны, и др.).

Динамика популяции. Размеры популяции (пространственные и по числу особей) подвержены постоянным колебаниям. Причины динамики популяций в пространстве и времени чрезвычайно многообразны и в общей форме сводятся к влиянию биотических и абиотических факторов. Так, на одном из небольших островков у юго-западного побережья Англии обитает в диком виде популяция кроликов (*Oryctolagus cuniculus*). В период максимальной численности (осенью благоприятного по кормовым условиям года) общее число кроликов достигало 10 000, а однажды, после холодной и малокормной зимы, сократилось до 100 особей. Еще более значительны сезонные колебания численности некоторых беспозво-

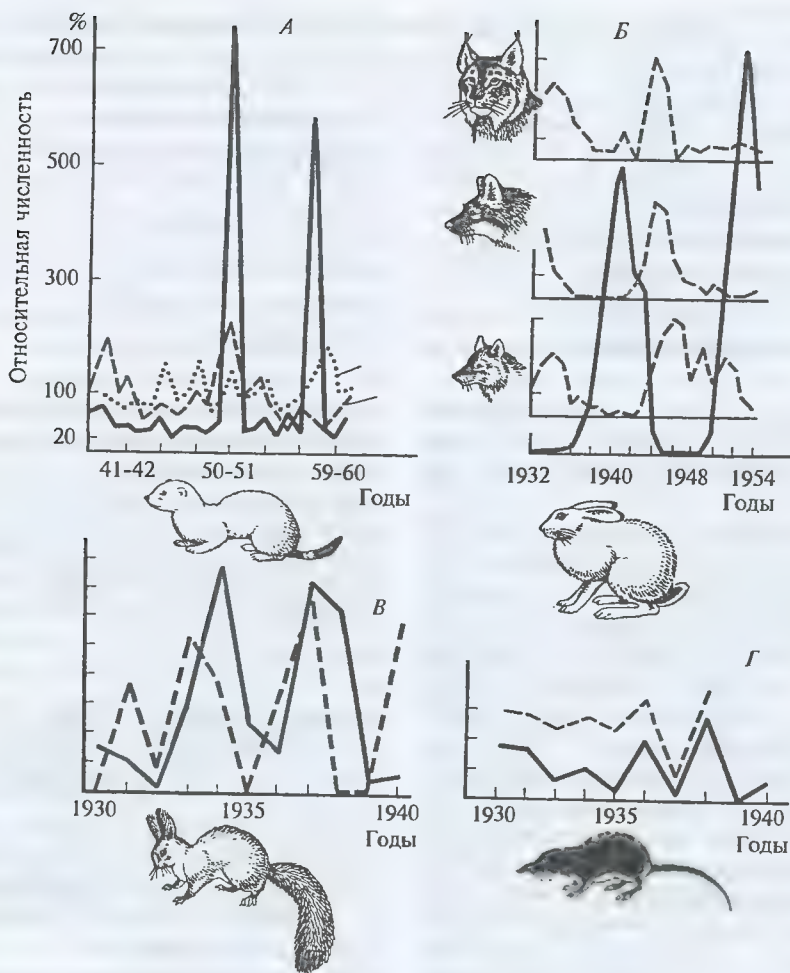


Рис. 7.1. Характер колебаний численности особей в популяциях некоторых млекопитающих: А — горностая (*Mustela erminea*) в трех популяциях Якутии; Б — рыси (*Felis lynx*), лисы (*Vulpes vulpes*), волка (*Canis lupus*) и зайца-беляка (*Lepus timidus*) в группе популяций Севера европейской части России; В — белки (*Sciurus vulgaris*) в Костромской области (пунктиром — урожай семян ели); Г — обыкновенной землеройки (*Sorex araneus*) (пунктиром — высота весенних паводков) (по данным разных авторов из Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., 1973)

ночных (мухи, комары и др.); сезонная численность их может колебаться в сотни тысяч и миллионы раз!

Кроме сезонных колебаний численности известны несезонные (периодические и непериодические) изменения численности особей в отдельных популяциях (рис. 7.1).

Впервые на большое эволюционное значение колебаний численности особей в популяциях обратил внимание С.С. Четвериков (1905), он назвал их *волнами жизни*. Эти волны играют роль одного из факторов

эволюции (см. гл. 9), резко и ненаправленно изменяющего генетический состав популяций.

Возрастной состав популяции. Популяция высших организмов состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вы-

рабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям.

Рассмотрим несколько примеров. Предельно проста возрастная структура популяций таких млекопитающих-эфемеров, как землеройки (*Sorex*). Весной на свет появляются один-два приплода, взрослые вскоре вымирают, и к осени вся популяция состоит лишь из молодых неполовозрелых животных. К весне все перезимовавшие достигают половой зрелости, и цикл повторяется. Значительно сложнее возрастная структура популяции стадных крупных млекопитающих. В стаде белух (*Delphinapterus leucas*) есть первая возрастная группа, состоящая из детенышей этого года рождения; вторая возрастная группа, включающая подросших детенышей прошлого года рождения, третья возрастная группа — половозрелые животные в возрасте 2—3 лет, но обычно не размножающиеся, и, наконец, четвертая возрастная группа — взрослые размножающиеся особи в возрасте от 4—5 до 16—20 лет. Как и обычно у млекопитающих, у белух возможно скрещивание между взрослыми животными нескольких поколений.

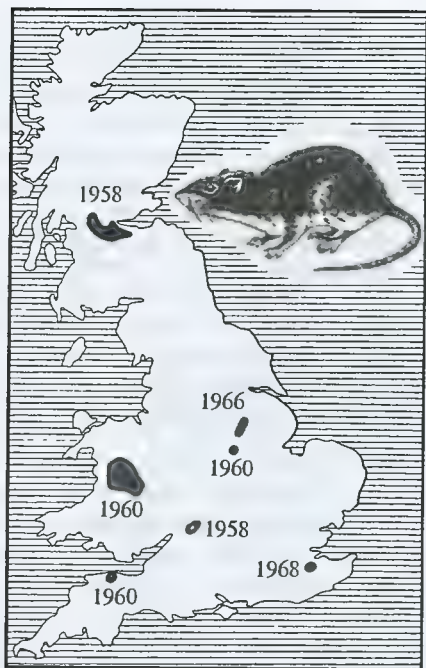
В еще более яркой форме сложный возрастной состав популяции характерен для некоторых древесных растений. В дубовом лесу одновременно плодоносят и опыляют друг друга дубы в возрасте более ста лет и совсем молодые деревья, которые только-только созрели.

Половой состав популяции. Известно, что генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1 (*первичное соотношение полов*). В силу неодинаковой жизнеспособности мужского и женского организма (разная жизнеспособность — эволюционно выработанный признак) это первичное соотношение порой уже заметно отличается от *вторичного* (характерно при родах у млекопитающих) и тем более заметно отличается от третичного, характерного для взрослых особей. У человека, например, вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16—18 годам это соотношение (в результате повышенной мужской смертности) выравнивается, к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам — 50 мужчин на 100 женщин.

И у животных, и у растений вторичное и третичное соотношение полов может колебаться в значительных пределах у разных видов. У некоторых насекомых встречаются популяции, состоящие практически из одних самок в результате сложных генетических процессов, влияющих на элиминацию самцов. Только из самок состоят популяции ряда *партеногенетических видов* насекомых и ряда других животных. Интересно заметить, что доля партеногенетических самок в разных популяциях может значительно варьировать. Другой крайний случай в соотношении полов связан с эволюционно возникшей исключительно лабильной системой определения пола. Так, у корнеплода *Arisaema japonica* решающий фактор во вторичном определении пола — это масса клубней: самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветками, а мелкие и слабые — с мужскими цветками. Личинка червя *Bonellia viridis* развивается в самку, если после некоторого периода жизни в море она не сможет прикрепиться к другой взрослой самке, если же личинка прикрепится к взрослой самке, то из нее всегда получается самец; самцы фактически паразитируют на самках, они в десятки раз меньше их по размерам и выполняют единственную функцию — оплодотворение яиц.

Знание экологической структуры популяции (включающей величину популяции и ее динамику в пространстве и во времени, возрастной и половой состав особей и другие особенности, изучаемые популяционной экологией) — обязательное условие глубокого изучения популяций как единиц эволюции в природе.

Основные морфофизиологические характеристики популяции. Поскольку внутри вида популяции обмениваются генетическим материалом, то *популяции различаются количественным соотношением разных аллелей и частотами встречаемости того или иного фенотипа, т. е. статистически*. Однако не всегда удается сразу найти такой признак, присутствие или отсутствие которого в заметной концентрации характеризует ту или иную популяцию по сравнению с соседними. В этих целях проще и надежнее сравнивать популяции по многим признакам. Особенно успешным та-



Р и с. 7.2. Пример характеристики популяции по одному фену: места обнаружения устойчивых к антикоагулянту варфарину серых крыс (*Rattus norvegicus*) в Англии в разные годы (по Д. Друммонду, 1970)

кой подход бывает при использовании дискретных, качественных признаков, которые иногда называют *фенами* (А.В. Яблоков) или признаками-маркёрами генотипического состава популяции. Примерами фенов могут служить красная и черная окраска элитр у двухточечной божьей коровки, наличие или отсутствие пленки на зерне, зазубренная или гладкая ость у пшеницы, наличие и расположение отдельных мелких отверстий в черепе млекопитающих, форма отдельных костей черепа и швов между костями и т. д. Все подобные признаки отличаются качественностью, альтернативностью. Их легко учитывать в любой изучаемой совокупности особей в терминах частот встречаемости.

В удачных случаях возможно характеризовать популяцию по отдельным, хорошо учитываемым признакам. На рис. 7.2 приведена карта встречаемости в Англии серых крыс (*Rattus norvegicus*), нечувствительных к сильному антикоагулянту варфарину, используемому для борьбы с мелкими грызу-

нами. Генетическая природа этого признака сложна, так что нельзя сказать, что устойчивость к варфарину обусловлена действием какого-то определенного гена. Легкость обнаружения сделала этот физиологический признак удобным признаком-маркёром для определения границ, занимавшихся определенными популяциями до того периода, когда под влиянием бессознательного отбора нечувствительные к варфарину крысы распространились по всей Англии.

Сопоставление аналогичных данных, полученных по другим признакам, позволяет с большей степенью надежности характеризовать разные популяции, оконтуривать их границы, выяснять степень сходства с соседними популяциями, строить обоснованные гипотезы о путях исторического развития отдельных популяций и их групп, выяснять действие различных эволюционных факторов. В этих случаях приходится морфологические и физиологические признаки описывать, как и при изучении генетики популяции, в частотах встречаемости, т. е. подходить к изучению популяций с генетических позиций.

Фенетический подход не исключает традиционных способов сравнения популяций по размерам, массе, пропорциям тела составляющих их особей. Следует лишь подчеркнуть, что получаемые традиционными методами результаты крайне трудно использовать для точного эволюционно-генетического сравнения популяций из-за значительной полигенности и крайне малой наследуемости практически всех размерно-весовых характеристик особей.

Генетическая гетерогенность популяции. С.С. Четвериков (1926), исходя из формулы Харди (см. разделы 3.3 и 8.4), рассмотрел реальную ситуацию, складывающуюся в природе. Мутации обычно возникают и сохраняются в рецессивном состоянии и не нарушают общего облика популяции; популяция насыщена мутациями, «как губка водой».

Генетическая гетерогенность природных популяций, как показали многочисленные эксперименты, — главнейшая их особенность. Она поддерживается за счет мутаций, процесса рекомбинации (только у форм с бесполом размножением вся наследственная изменчивость зависит от мутаций). Про-

исходящая при половом размножении комбинаторика наследственных признаков дает неограниченные возможности для создания генетического разнообразия в популяции. Расчеты показывают, что в потомстве от скрещивания двух особей, различающихся лишь по 10 локусам, каждый из которых представлен 4 возможными аллелями, окажется около 10 млрд особей с различными генотипами. При скрещивании особей, различающихся в общей сложности по 1000 локусам, каждый из которых представлен 10 аллелями, число возможных наследственных вариантов (генотипов) в потомстве составит 10^{1000} , т. е. многократно превзойдет число электронов в известной нам Вселенной.

Эти потенциальные возможности никогда не реализуются даже в ничтожной степени хотя бы только из-за ограниченной численности любой популяции.

Генетическая гетерогенность, поддерживаемая мутационным процессом и скрещиванием, позволяет популяции (и виду в целом) использовать для приспособления не только вновь возникающие наследственные изменения, но и те, которые возникли очень давно и существуют в популяции в скрытом виде. В этом смысле гетерогенность популяций обеспечивает существование *мобилизационного резерва* наследственной изменчивости (С.М. Гершензон, И.И. Шмальгаузен).

Генетическое единство популяции. Один из наиболее важных выводов популяционной генетики — положение о генетическом единстве популяции: *несмотря на гетерогенность составляющих ее особей* (а может быть, именно вследствие этой гетерогенности), *любая популяция представляет собой сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии*. Популяция — минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений. При скрещивании особей внутри популяции происходит выщепление в потомстве многих мутаций, в том числе обычно понижающих жизнеспособность из-за гомозиготизации особей. Только в настоящей природной популяции, при достаточном числе генетически разнообразных партнеров по

спариванию, возможно поддержание на необходимом уровне генетической разнокачественности всей системы в целом. Этим свойством не обладают ни особь, ни отдельная семья или группа семей (*дем*).

Итак, основные генетические характеристики популяции — постоянная наследственная гетерогенность, внутреннее генетическое единство и динамическое равновесие отдельных генотипов (аллелей). Эти особенности определяют организацию популяции как элементарной эволюционной единицы.

Экологическое единство популяции. Особенностью популяции оказывается и формирование ее собственной *экологической ниши*. Обычно концепция экологической ниши как многомерного пространства, образуемого каждым видом в биологическом и физическом пространственно-временном континууме (Дж. Хатчинсон), применялась лишь для вида. Однако поскольку внутри вида не может быть двух одинаковых по всем своим характеристикам популяций, неизбежно признание того факта, что каждая популяция должна обладать собственной, только ей свойственной экологической характеристикой, т. е. занимать специфическое место в экологическом гиперпространстве¹.

7.4. Популяция — элементарная эволюционная единица

Популяция — наименьшая самостоятельная эволюционная структура. Вид, подвид, группы из нескольких близких популяций, естественно, тоже обладают собственной эволюционной судьбой, но они не элементарные (в значении неделимости) единицы эволюции. В эволюционном процессе неделимой единицей оказывается популяция, всегда выступающая как экологическое, морфофизиологическое, наконец, что самое важное, генетическое единство.

¹ Понятие «гиперпространство» (от греч. *hureg* — над, сверх) использовано здесь для того, чтобы подчеркнуть многомерность экологической ниши, которая не представляет собой некоего пустого места, а определяется взаимодействием данной популяции (вида) с другими. Поэтому «пустой» экологической ниши быть не может, ниша возникает и исчезает вместе с ее обладателем.

Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции как длительно существующей, организованной группы особей, той группы, которая нерасчленима без утраты ее целостности и других свойств (и в этом смысле элементарна) и обладает собственной *эволюционной судьбой*. Ни особь, ни близкородственные совокупности особей (семья, дем и другие временные внутривидовые подразделения

ни) не могут быть элементарными эволюционными единицами. Эволюируют не особи, а группы особей. И популяция — самая мелкая из групп, способных к самостоятельной эволюции, элементарная эволюционная единица.

Этот вывод о важнейшем положении популяции в системе многих других форм и единиц организации жизни, которые можно найти в природе, не умаляет эволюционного значения ни особи, ни вида. Особь в популяции — объект действия главного эволюционного фактора — отбора. Вид — качественный этап эволюционного процесса.

Реально существующая в природе, известная по экологическим, морфофизиологическим, генетическим свойствам популяция является элементарной единицей эволюционного процесса. Это связано с ее генетическим единством и возможностью неограниченно долгого существования.

Выделение элементарной эволюционной единицы позволяет описать элементарное эволюционное явление — стойкое изменение генотипического состава популяции — и, как показано далее, разграничить и охарактеризовать действие элементарных эволюционных факторов.

ГЛАВА 8

Генетические основы эволюции

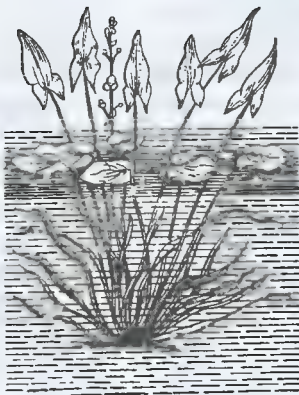
Эволюционные изменения признаков и свойств организмов обусловлены изменением генотипов, поэтому понимание основных генетических процессов, происходящих в популяции, необходимо для всей современной эволюционной теории. Успехи генетики позволили классифицировать и изучить основные формы наследственной изменчивости, а также выяснить значение изменчивости разных типов для протекания эволюционного процесса. Изучение роли разнообразных проявлений изменчивости в эволюции позволило сформулировать представления о генетических основах эволюции.

8.1. Изменчивость — свойство органической природы

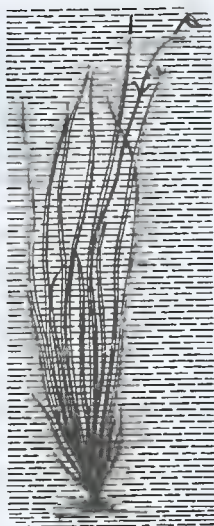
В основе изменчивости как всеобщего явления живой природы лежит конвариантная редупликация. Именно в процессе матричного копирования ДНК и РНК происходят ошибки последовательности расположения нуклеотидов, связанные с заменой одного нуклеотида другим или сдвигом рамок считывания. Эти процессы лежат в основе изменчивости на молекулярном уровне. Общие причины генетической изменчивости чрезвычайно разнообразны.



А



Б



В

Р и с. 8.1. Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) формирует разные по форме листья при развитии на суше (А) и в воде (Б). Сигналом для развития водной формы листьев (В) служит не непосредственное действие воды, а затенение (Б. Уоллес, А. Шрб, 1964)

Ч. Дарвин писал, что даже в потомстве одной пары родителей особи всегда будут различаться. «Самый опытный натуралист изумился бы многочисленности случаев изменчивости даже самых существенных частей строения»¹. Последующее развитие генетики, раскрыв причины изменчивости, полностью подтвердило эти слова.

Фенотипическая, генотипическая и паратипическая изменчивость. Во времена Ч. Дарвина всю наблюдаемую изменчивость делили на наследственную и ненаследственную. В настоящее время такое разделение правильно лишь в общих чертах. Ненаследственных признаков нет и быть не может: все признаки и свойства организма в той или иной степени наследственно обусловлены. В процессе размножения от поколения к поколению передаются не признаки, а код наследственной информации, определяющий лишь возможность развития будущих признаков в каком-то диапазоне. Наследуется не признак, а норма реакции развивающейся особи на действие внешней среды.

Водный лютик (*Ranunculus delphinifolius*) и стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*) формируют различные листья под водой и в воздушной среде (рис. 8.1). В свое время Ж. Ламарк использовал этот пример для доказательства изначально адекватного изменения организмов под влиянием условий внешней среды. Однако впоследствии выяснилось, что фактором, определяющим развитие «подводных» листьев, служит не водная среда, а затенение: «пусковым механизмом», определяющим реализацию того или иного варианта в пределах наследственно обусловленной нормы реакций, была закреплена интенсивность света (погруженные в воду листья всегда менее освещены). Поэтому если водный лютик будет развиваться на суше в полутемном помещении, то листья у него будут такими же, какими бывают под водой. Многие растения имеют «световые» и «теневые» листья. У рачка *Artemia salina* с изменением солености воды меняется число члеников брюшка.

Во всех подобных случаях возможные пределы изменения не случайны, а определяются генотипом, его индивидуальной наследственной программой развития — нормой реакции.

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. 3. 1939. С. 301.

Вся наблюдаемая *изменчивость* какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции называется *фенотипической*. *Фенотип* — совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающаяся как один из возможных вариантов реализации нормы реакции в определенных условиях. В общей фенотипической изменчивости популяции могут быть выделены две доли: *генотипическая*¹, или наследственная, и *паратипическая*, вызванная внешними условиями. Доля общей изменчивости, которая определяется генотипическими различиями между особями по данному признаку, характеризует *наследуемость* этого признака.

Известно, что жирность молока, содержание белка в молоке и общая молочная продуктивность особей в стаде рогатого скота (*Bos taurus*) обнаруживают высокую фенотипическую изменчивость. Величина наследуемости для первых двух признаков высока и колеблется от 60 до 70%, тогда как наследуемость общей продуктивности (величина удоя) не превышает 33%. Соответственно этому эффективность отбора оказалась различной для указанных признаков: путем отбора удастся сравнительно быстро добиться увеличения жирности и содержания белка в молоке, а отбор на величину удоя малоэффективен (величина удоя зависит в основном от условий содержания животных). Аналогичные результаты наблюдаются при анализе признаков продуктивности кур (*Gallus domestica*): яйценоскости и массы яйца. У большинства пород (популяций) кур генотипическая составляющая (наследуемость) яйценоскости невелика (12—30%), а наследуемость массы яйца значительна (60—74%). Поэтому отбор в направлении увеличения яйценоскости обычно неэффективен, тогда как отбор на повышенную массу яйца сразу же дает положительные результаты. Однако японские селекционеры обнаружили популяцию кур, для которой показатель генотипической составляющей яйценоскости оказался заметно увеличенным. В результате умелого отбора

из этой популяции сейчас выведена порода кур, дающих более 500 яиц в год.

В приведенных примерах высокая доля генотипической изменчивости популяции определила успех селекции. В природных условиях доля генотипической и паратипической составляющих в общем спектре фенотипической изменчивости для большинства видов обычно неизвестна. Однако по аналогии с генетически изученными видами (или генетически проанализированными отдельными признаками и свойствами близких видов) можно с той или иной степенью достоверности предполагать характер наследуемости основных групп признаков.

Внутрипопуляционная изменчивость складывается из разнообразных выражений нормы реакции по любому признаку или свойству. Изменения наследственного материала — *мутации* — представляют собой элементарный эволюционный материал.

8.2. Мутации разных типов — элементарный эволюционный материал

Важнейшими с эволюционной точки зрения характеристиками мутаций признаны частота возникновения, встречаемость их в природных популяциях и влияние мутаций на признаки особей.

Типы мутаций. Как известно из данных генетики, *мутации* — *дискретные изменения наследственной информации особи* — могут быть *генными, хромосомными, геномными, а также внеядерными*.

Генные мутации — изменения молекулярной структуры генов, возникающие в результате замен, вставок или выпадения нуклеотидов. Генные мутации могут затрагивать любые признаки организма.

Хромосомные мутации — структурные изменения хромосом, возникающие вследствие перемещения или выпадения отдельных частей хромосом. В зависимости от типа воссоединения разорванных частей хромосом среди хромосомных мутаций различают инверсии (поворот на 180° участка хромосомы), транслокации (перенос участка хромосомы), нехватки и дупликации. Хромосомные мутации могут быть (как и генные)

¹ Генотип — совокупность всех наследственных факторов особи.

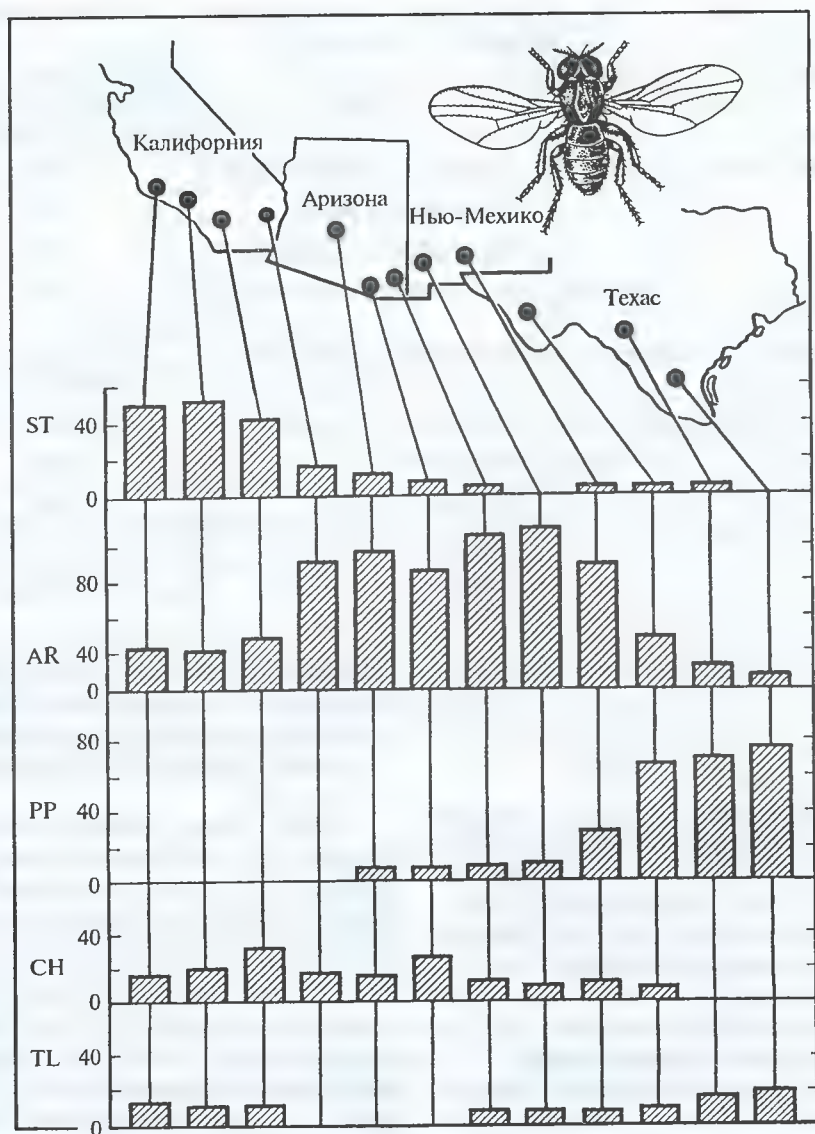


Рис. 8.2. Распространение хромосомных мутаций (инверсий ST, AR, PP, CH и TL) в популяциях *Drosophila pseudoobscura* на западе США (по Ф.Г. Добржанскому, 1970)

либо спонтанными, либо индуцированными внешними агентами. На рис. 8.2 показано распространение различных инверсий (изменение порядка генов в третьей хромосоме) у *Drosophila pseudoobscura*.

Геномные мутации представляют изменение числа хромосом. При этом может произойти либо изменение числа наборов

хромосом, например полиплоидия или гаплоидия, либо уменьшение или увеличение числа отдельных хромосом в обычном геноме (гетероплоидия).

Полиплоидия имеет особенно важное значение в эволюции растений, многие виды которых представлены полиплоидными формами (см. рис. 6.28). Реже полиплоидия

**Т а б л и ц а 8.1. Частота возникновения спонтанных мутаций у некоторых видов
(по данным разных авторов)**

Вид	Признак	Число мутаций на 1000000 гамет (или на <i>n</i> наборов)
Кишечная палочка (<i>Escherichia coli</i>)	Устойчивость к стрептомицину	0,004
	Устойчивость к фагу T1	0,3
	Независимость от аргинина	0,04
Сальмонелла (<i>Salmonella typhimurium</i>)	Независимость от триптофана	0,05
Диплококкус (<i>Diplococcus pneumoniae</i>)	Устойчивость к пенициллину	1,0
Нейроспора (<i>Neurospora crassa</i>)	Независимость от аденина	0,08—2,9
Дрозофила (<i>Drosophila melanogaster</i>)	Желтое тело	1200
	Коричневое тело	300
	Черное тело	200
	Безглазие	600

встречается в животном мире, что связано у животных с частым нарушением баланса хромосом в мейозе и меньшим распространением межвидовой гибридизации в естественных условиях.

Кроме ядерных структур в передаче свойств последующим поколениям могут принимать участие такие образования, как пластиды и некоторые другие редулицирующиеся внеядерные цитоплазматические структуры клетки. Значение для эволюции внеядерных мутаций, мутаций ДНК оргanelл у высших форм изучено мало. Однако совершенно ясно, что по сравнению с «настоящими» ядерными мутациями роль неядерных мутаций в эволюции должна быть невелика.

В целом мутации разных типов вызывают изменения любых наследственных признаков и свойств.

Частота возникновения мутаций. Частота возникновения отдельных спонтанных мутаций выражается числом гамет одного поколения, несущих определенную мутацию по отношению к общему числу гамет. Частоты, точно определенные для некоторых видов растений, животных и микроорганизмов (табл. 8.1), составляют в среднем от 10^{-4} до 10^{-9} (т. е. от 1 из 100 000 или 1 из

10 000 000 000 гамет несет вновь возникающую мутацию в определенном локусе). Частота мутаций не одинакова для разных генов (у отдельных лабильных генов растений она достигает 10^{-2}).

Общая частота мутаций, складывающаяся из частот мутаций отдельных генов, колеблется у разных организмов от нескольких процентов (одноклеточные водоросли, низшие грибы, бактерии) до 25% (дрозофила) всех гамет одного поколения.

Приведенные цифры касались частоты спонтанных мутаций. Однако из генетики известно, что при облучении, воздействии определенных химических веществ, температуры частота индуцированных мутаций резко повышается и может достигать значительных величин (рис. 8.3).

Особенности проявления мутаций. Проявление мутаций зависит прежде всего от той генетической среды, в которую попадает мутантный аллель. Один и тот же мутантный ген у разных особей может обладать неодинаковым фенотипическим проявлением: *экспрессивностью* (выраженностью степени развития определяемого этим геном признака) в зависимости от условий, в которые он попадает, и *пенетрантностью* (частота проявления) аллеля, опреде-

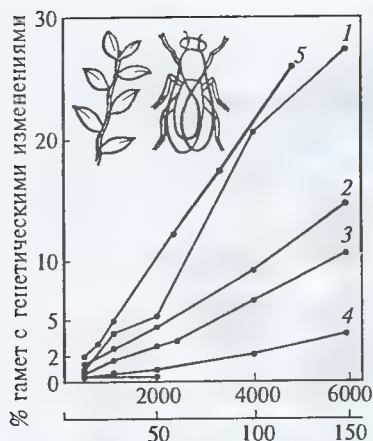


Рис. 8.3. Повышение частоты мутаций под воздействием радиации: зависимость частоты разных типов мутаций дрозофилы и традесканции от дозы радиации (по Н.П. Дубинину и др., 1936; из С.М. Гершензона, 1983):

1 — частота хромосомных перестроек; 2 — частота рецессивных леталей, сцепленных с полом; 3 — частота тех же мутаций, свободных от хромосомных перестроек, 4 — частота тех же мутаций, связанных хромосомными перестройками, 5 — число делений у традесканции (в диапазоне доз от 0 до 50 рентген)

ляемой по проценту особей популяции из числа несущих данный аллель (у которых он проявился с любой экспрессивностью).

Любой признак, который мы исследуем, — это результат взаимодействия генетической программы и той среды, где происходило развитие особи. Наследственность определяет спектр возможных состояний данного признака — его норму реакции, но возникновение вариантов этой нормы определяет взаимодействие генотипа и среды. Мутация *bar* («лентовидная») вызывает редукцию передних и задних фасеток глаза у дрозофилы, в результате чего глаз представляет собой вертикальную полоску фасеток (рис. 8.4). Степень проявления этой мутации строго зависит от температуры: чем ниже температура, при которой развивались личинки мутантных дрозофил, тем большее число фасеток остается в глазу. Экспрессивность и пенетрантность обусловлены взаимодействием генов в генотипе и различной реакцией каждого генотипа на внешние условия (Н.В. Тимофеев-Ресов-

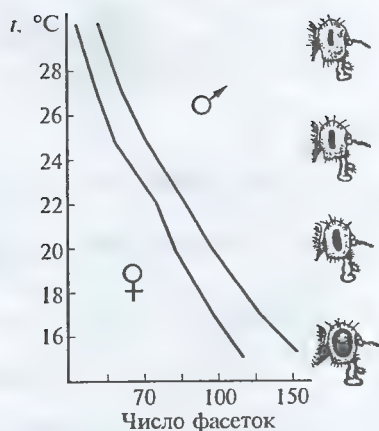
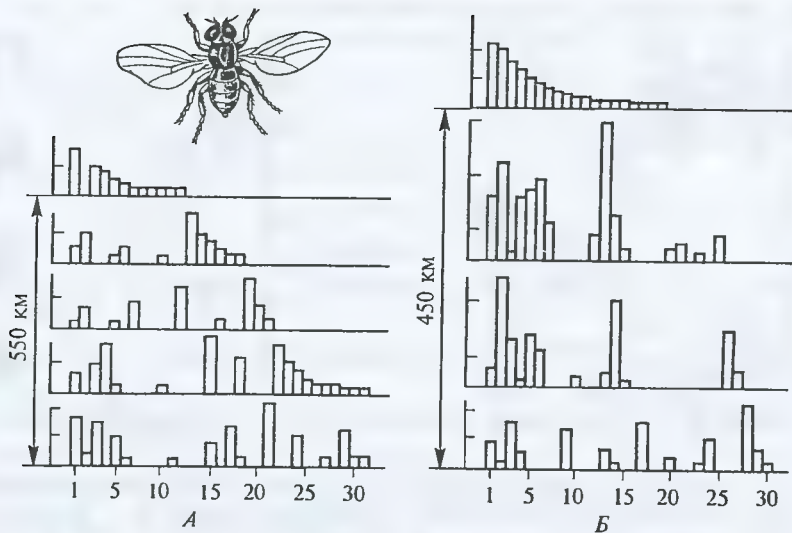


Рис. 8.4. Влияние температуры развития на проявление мутации *bar* у дрозофилы (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому, 1939; из А.С. Северцова, 1980)

Степень проявления (экспрессивность) мутации, вызывающей редукцию как передних, так и задних фасеток глаза, зависит от температуры окружающей среды при развитии

ский). Например, у наездника (*Habrobracon hebetor*) известен ген *Kidney* со 100%-ной пенетрантностью как леталь при 30 °C и почти нулевой пенетрантностью при низкой температуре. Подобная зависимость проявления мутаций от условий обнаружена в большинстве случаев у растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Спектр мутантных признаков, затрагиваемых мутациями, очень широк. Нет признаков и свойств, которые в той или иной степени не затрагивались бы мутациями. Наследственной изменчивости подвержены все морфологические, физиологические, биохимические, этологические и другие признаки и свойства. Эти вариации по средним значениям варьирующих признаков выражаются как в качественных различиях, так и количественно. Мутации могут происходить и в сторону увеличения, и в сторону уменьшения экспрессивности любого признака или свойства. Они могут быть выражены резко (вплоть до летальности) или представлены незначительными от-



Р и с. 8.5. Содержание различных мутаций в географически удаленных (А) и близких (Б) популяциях *Drosophila funebris* (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1972)

клонениями от исходной формы («малые» мутации). Во многих работах показано, что мутации затрагивают все существенные биологические признаки: общую жизнеспособность, способность к скрещиванию, плодовитость, скорость роста и др.

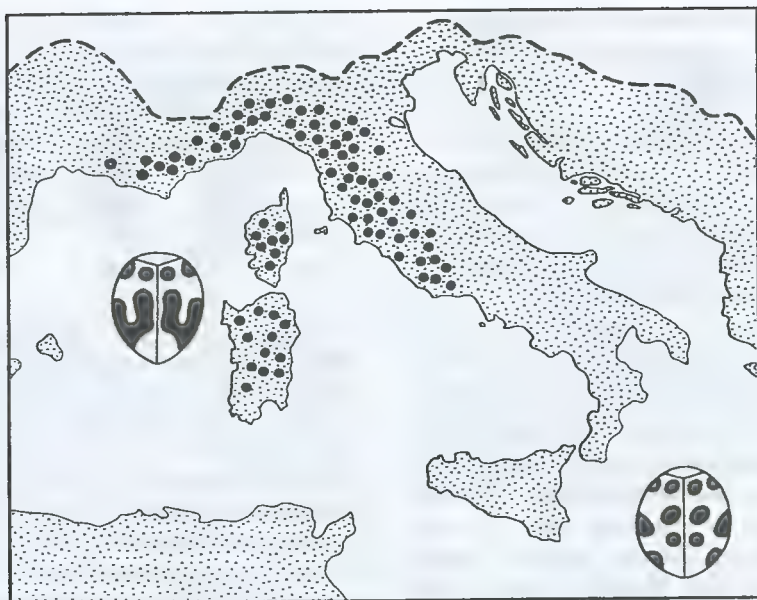
8.3. Встречаемость мутаций в природных популяциях

Изучение большого числа природных популяций разных видов, особенно активно развернувшееся в 30—40-е годы XX в., подтвердило вывод С.С. Четверикова (1926) о насыщенности всех популяций разнообразными мутациями. Нет двух популяций, имеющих одинаковые частоты встречаемости и спектры мутантных признаков. При этом близко расположенные, на весьма изолированные, соседние популяции могут отличаться друг от друга столь же значительно, как и далеко расположенные (рис. 8.5).

Особый интерес представляют случаи распространения мутаций в пределах ареала вида, позволяющие судить о том, как мутация «выходит» на историческую, эволюционную арену. На рис. 8.6 приведен один из

примеров такого рода: распространение одной полудоминантной мутации слияния пятен на надкрыльях растительноядной божьей коровки, обитающей в Южной Франции, Северной Италии, на Корсике и в Сардинии.

По изучению генетического состава природных популяций проведено много работ на разных группах растений (львиный зев, фиалка, пикульник и др.), беспозвоночных (дрозофилы, непарный шелкопряд, божьи коровки и др.) и позвоночных (мышевидные хомячки, домовые мыши, крысы, полевки и др.). Во всех случаях популяции отличались друг от друга лишь встречаемостью генных, хромосомных или геномных мутаций. Приведем лишь два характерных примера. На рис. 8.7 приведены данные по встречаемости диагностического признака (второй двойной поперечной кубитальной жилки крыла) у самцов шести видов земляных ос. Эксперименты показали, что этот признак определяется моногибридно наследующейся рецессивной мутацией. У трех видов признак встречается в качестве редкого варианта, у двух других видов — как обычный вариант, наконец, у одного вида — как видовой, встречаясь у большинства особей.



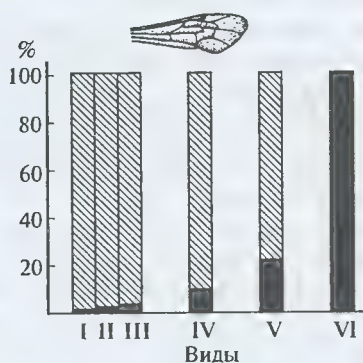
Р и с. 8.6. Пример распространения мутации в пределах ареала вида: распространение полудоминантной мутации *elaterii* (крупными точками), определяющей фен слияния пятен на элитрах божьей коровки (*Epilachna chrysomelina*) (из Н.В. Тимофеева-Ресовского, 1939)

Другим примером, частично уже рассмотренным в разделе о типах мутаций, может служить распространение разного рода хромосомных мутаций (инверсии) среди популяций у трех видов дрозофилы из Северной Америки (см. рис. 6.27). В результате тщательного цитогенетического анализа и прямых генетических экспериментов удалось восстановить эволюционную последовательность возникновения отдельных групп популяций и видов.

При детальном генетическом сравнении близких природных таксонов (групп популяций, подвидов и близких видов) различия между ними всегда сводились к различиям по наличию отдельных мутаций и их комбинаций. Это дает основание полагать, что и во всех других случаях именно *мутации* — действительно *элементарный эволюционный материал*. Особенности разных типов мутаций, достаточно высокая частота их возникновения в природе, изменение ими любых, в том числе и биологически важных признаков, насыщенность природных популяций мутациями свидетельствуют о том, что мутации как элементарные единицы наследственной изменчивости мо-

гут рассматриваться в качестве элементарного эволюционного материала.

Этот вывод подтверждается и тем, что именно *мутации и их комбинации первично определяют изменение генотипического состава популяции, т. е. возникновение элементарного эволюционного явления.*



Р и с. 8.7. Частота встречаемости второй кубитальной жилки в крыле самцов шести видов земляных ос рода *Andrena* (по К. Циммерману, 1933)

8.4. Генетические процессы в популяциях

Как уже говорилось, наследуются не сами признаки, а код наследственной информации, определяющий комплекс возможностей развития — норму реакции генотипа, в пределах которой возможно не приводящее к гибели взаимодействие развивающейся особи со средой. При этом наследственная реализация каждого признака или свойства определяется не одним, а, как правило, очень многими генами (*принцип полимерии* в действии генов); с другой стороны, любой ген оказывает влияние не на один, а на многие признаки (*принцип плейотропии* в действии гена). Границы характерной для данного генотипа нормы реакции могут быть выражены, таким образом, лишь совокупностью фенотипов, развившихся из этого генотипа при всех возможных условиях среды.

Частоты генов, генотипов и фенотипов. В основе генетической изменчивости популяций лежат закономерности наследования признаков, определяемые механизмом распределения хромосом и генов в мейозе и случайным сочетанием гамет при оплодотворении.

Начало генетического изучения популяций положила работа В. Иоганнсена «О наследовании в популяциях и чистых линиях» (1903), экспериментально доказавшая эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов (все природные популяции). Одновременно была продемонстрирована неэффективность действия отбора в *чистых линиях* — генотипически однородном (гомозиготном) потомстве, получаемом исходно от одной самоопыляющейся или самооплодотворяющейся особи.

Сейчас известно, что все природные популяции гетерогенны, они насыщены мутациями. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии.

Рассмотрим два упрощенных примера.

Предположим, что в популяции число форм, гомозиготных по разным аллелям одного гена (AA и aa), одинаково. Если осо-

би — носители данных аллелей — равновероятно свободно скрещиваются друг с другом (*панмиксия*), то возможны следующие комбинации:

Самки	Самцы	
	0,5A	0,5a
0,5A	0,25AA	0,25Aa
0,5a	0,25Aa	0,25aa

Цифры показывают, что в данном поколении в популяции будут возникать гомозиготы AA и aa с частотой 0,25, а гетерозиготы Aa — с частотой 0,50. Это же соотношение сохранится и в следующем поколении: частота гамет с рецессивным аллелем a составит 0,5 (0,25 от гомозигот aa + 0,25 от гетерозигот Aa), так же как и частота гамет с доминантным аллелем A (0,25 от гомозигот AA + 0,25 от гетерозигот Aa). Это же соотношение сохранится во всех следующих поколениях, если не будет нарушено каким-либо внешним давлением.

Конечно, в подавляющем большинстве случаев в популяции встречается разное число гомозигот AA и aa . Разберем пример, когда частота аллелей данного гена в популяции будет 0,7a, 0,3A:

Самки	Самцы	
	0,3A	0,7a
0,3A	0,09AA	0,21Aa
0,7a	0,21Aa	0,49aa

Таким образом, в потомстве на 100 зигот будет 9 гомозигот AA , 49 гомозигот aa и 42 гетерозиготы Aa . В следующем поколении гаметы с аллелем A будут возникать с частотой 0,3 (0,09 от гомозигот AA + 0,21 от гетерозигот Aa), а гаметы с аллелем a будут возникать опять-таки с частотой 0,7 (0,49 от гомозигот aa + 0,21 от гетерозигот Aa). Как и в первом примере, без внешнего давления это соотношение сохранится в каждой последующей генерации.

Если частоту встречаемости одного аллеля данного гена определить как q , то частота альтернативного аллеля того же гена может быть обозначена как $1 - q$. В по-

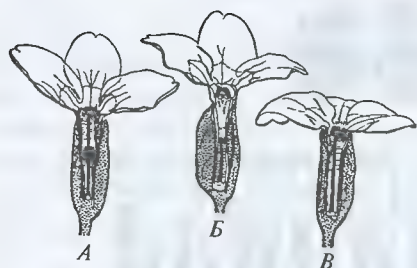


Рис. 8.8. В природных популяциях примулы (*Primula vulgaris*) всегда есть особи с длинным пестиком и короткими пыльниками (А), длинными пыльниками и коротким пестиком (Б) и одинаковыми по длине пыльниками и пестиком (В). Самоопыление возможно только у цветов типа В. Гетеростилия способствует перекрестному оплодотворению (из Ф. Шеппарда, 1970)

томстве свободно скрещивающихся особей должны быть следующие отношения таких аллелей:

Самки	Самцы	
	q	$(1-q)$
q	qq	$q(1-q)$
$(1-q)$	$q(1-q)$	$(1-q)(1-q)$

Это при суммировании дает $q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2$, или $[q + (1-q)]^2$.

Эта формула называется *формулой Харди — Вайнберга* и позволяет рассчитывать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции. Например, предположим, что в популяции каких-либо жуков обнаружены красные формы с частотой 25% (или 0,25) и черные с частотой 75% (или 0,75); черный цвет определяется доминантным аллелем А, а красный — рецессивным аллелем а. При этом частота встречаемости генотипов аа составит $(1-q)^2 = 0,25$, а частота встречаемости аллеля а будет $\sqrt{(1-q)^2} = \sqrt{0,25} = 0,5$.

Согласно той же формуле, частота доминантного аллеля А составит $1 - 0,5 = 0,5$, а частота гомозиготных доминантных генотипов АА составит в популяции $q^2 = 0,5^2 = 0,25$.

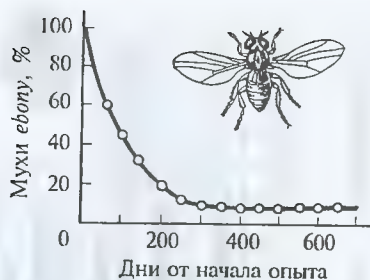
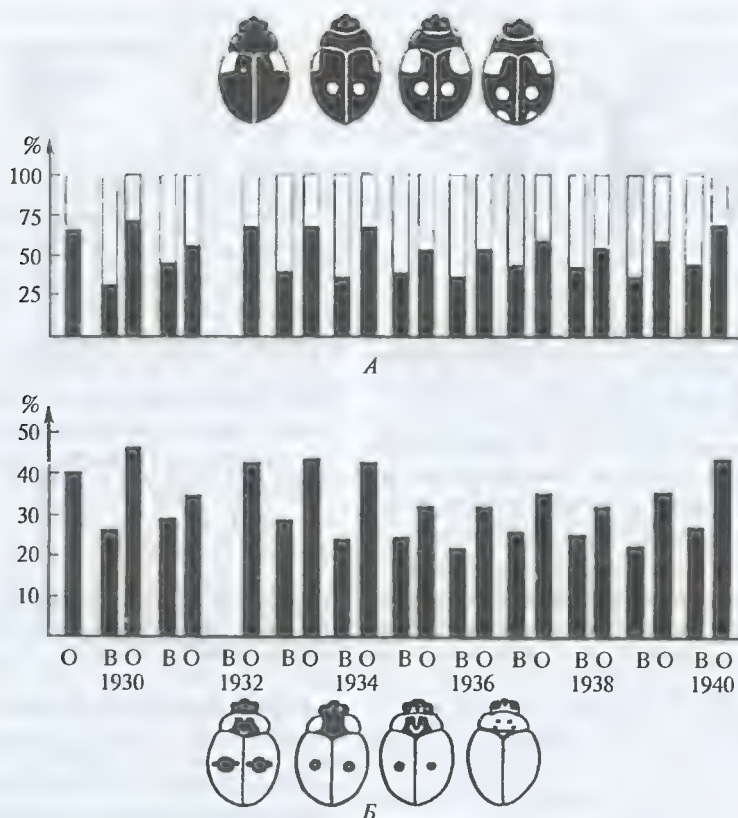


Рис. 8.9. Пример гетерозиготного полиморфизма, устанавливающегося в популяции *Drosophila melanogaster* по мутации *ebony* в результате некоторого повышения жизнеспособности гетерозигот по сравнению с гомозиготами (из Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., 1977)

Формула Харди — Вайнберга пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции и при отсутствии давления каких-либо факторов. Кроме того, как известно, на частоту фенотипа оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экспрессивность. Следовательно, при анализе природных популяций эта формула применима лишь с большими оговорками.

При анализе природных популяций необходимо различать понятия *частота гена* (количественное соотношение аллелей одного какого-либо локуса), *частота генотипа* (количественное соотношение разных генотипов) и *частота фенотипа* (количественное соотношение разных фенотипов).

Внутрипопуляционный полиморфизм. *Существование двух (или более) генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом.* Примеры такого внутрипопуляционного полиморфизма — существование у хомяков (*Cricetus cricetus*) Украины обычных и меланистических (черных) форм; черной и красной форм у двухточечной божьей коровки; трех форм цветков у примулы (рис. 8.8) и др. Все многообразные случаи поли-



Р и с. 8.10. Пример адаптационного полиморфизма в берлинской популяции двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*): А — процентное содержание черной и красной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборах; Б — частота доминантного аллеля, определяющего появление черной окраски (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и Ю.М. Свирежеву, 1965)

морфизма¹ по механизму возникновения и поддержания разделяются на две большие группы: *гетерозиготный полиморфизм* и *адаптационный полиморфизм*.

Гетерозиготный полиморфизм может быть проиллюстрирован следующим примером. Была создана численно равновесная экспериментальная популяция *Drosophila melanogaster* из мух, содержащих в своем генотипе мутацию *ebony* (потемнение тела). Через несколько поколений процент мух с мутацией *ebony* начал резко сокращаться и примерно к 10-му поколению стабилизиро-

вался на уровне около 10% (рис. 8.9) — наступило состояние устойчивого полиморфизма. Генетический анализ показал, что причина снижения числа мух с мутацией и установления их концентрации на стабильном уровне определялась тем, что выживали преимущественно лишь гетерозиготы. Гомозиготы по мутации *ebony* и гомозиготы без мутации в данных условиях разведения оказывались менее жизнеспособными. При расщеплении же гетерозигот в потомстве (см. выше формулу Харди — Вайнберга) в каждом поколении появились гомозиготные мутантные особи, гомозиготные, не несущие мутацию, и, наконец, гетерозиготные, несущие мутацию *ebony* в скрытом состоянии. Из этих трех возможных вариантов выживали по преимуществу гетерозиготы, и цикл повторился

¹ Иногда приведенное выше определение относятся лишь к так называемому *сбалансированному* полиморфизму, который противопоставляют *транзитивному* (переходному существованию в популяции нескольких форм, концентрация которых закономерно меняется во времени отбором).

снова. Из этого примера ясно, что *гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот*. Полиморфизм же является автоматическим следствием менделевского расщепления в популяции отбираемой формы.

При естественном отборе возникает и вторая форма полиморфизма — *адапционный полиморфизм*. В этом случае *две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях*. Один из наиболее изученных примеров этого рода — случай с красными и черными формами двухточечных божьих коровок (рис. 8.10). В изученной популяции осенью на протяжении 10 лет черных форм было более 50% (от 50 до 70%), а весной — при выходе из зимовки (этот вид зимует большими скоплениями в глубоких щелях между камнями) — от 30 до 45%. Красных форм осенью было меньше 50%, а весной — всегда больше. Красные формы лучше переносят зимой холод, а черные — интенсивнее размножаются летом. Поэтому отбор направлен на сохранение большего числа красных жуков зимой и черных — летом. Так разнонаправленное давление отбора в отдельные периоды жизни популяции приводит к выработке устойчивого адапционного полиморфизма (см. гл. 10).

8.5. Гомологическая изменчивость

Для познания генетических основ эволюции большое значение имеют факты *гомологической изменчивости*. Эта проблема лишь частично связана со сравнительно-анатомической концепцией гомологии (см. гл. 6). Дарвин неоднократно в своих трудах упоминает о такой изменчивости, когда одинаковые признаки время от времени проявляются у разных разновидностей, а то и разных видов. Н.И. Вавилов (1920) сформулировал *правило гомологических рядов в наследственной изменчивости*. И у мягкой, и у твердой пшеницы, и у ячменя существуют остистые, короткоостые, инфлянтные (вздутые) и безостые колосья (рис. 8.11). Зная о том, что в генотипе одного из членов близких видов закодирована возможность образования того или иного признака, с высокой степенью вероятности



Р и с. 8.11. Гомологичные ряды изменчивости по форме колосьев у мягкой (1) и твердой (2) пшеницы и ячменя (3). Во всех случаях есть остистые и безостые формы (по Н.И. Вавилову, 1935)

можно предполагать нахождение подобного признака и у других видов данной группы. *Чем ближе между собой виды и роды, тем больше сходство в изменчивости их признаков*. Правило Вавилова имеет общеприкладное значение.

Сегодня можно разделить все случаи гомологической изменчивости на три категории: *полной, неполной и ложной гомологии* (Б.М. Медников). При полной гомологии сходные признаки у близких видов возникают в результате действия одинакового измененного гена. Независимое возникновение одной и той же мутации происходит относительно редко, поэтому полностью гомологичные гены обычно унаследованы от вида-родоначальника (например, группы крови у человека и человекообразных обезьян). При неполной гомологии один и тот же признак возникает в результате разных мутаций одного и того же гена (например, широко распространенные в тропиках аномальные гемоглобины у человека,

обеспечивающие носителям этих мутаций иммунитет к малярии). Ложная гомология определяется разными генами с одинаковым фенотипическим эффектом. Так как каждый признак организма обуславливается действием целого ряда последовательно «включающихся» генов, мутация в каждом из них может привести к обрыву этой цепи и изменению признака. Например, широкое распространение такого признака, как альбинизм (отсутствие пигмента в покровах), — следствие многостадийности синте-

за меланинов и транспорта их в соответствующие ткани. Ложная гомология переходит в область таких явлений, как аналогия и конвергенция, обуславливаемых разными генетическими системами (см. далее раздел 15.1). Так были объяснены долгое время непонятные явления гомологической изменчивости, к которым привлёк внимание Ч. Дарвин.

В результате спонтанного мутационного процесса наследственная изменчивость неизбежна и затрагивает все без исключения признаки и свойства живых организмов, являясь, таким образом, неотъемлемым свойством живого.

Мутации — генные, хромосомные, геномные и внеядерные — оказываются элементарным эволюционным материалом. Однако каким бы разнообразным ни был элементарный эволюционный материал, он сам по себе не может обеспечить протекание эволюционного процесса: этот материал должен попадать под действие каких-то сил (факторы эволюции), и все события должны происходить в определенных совокупностях особей. Такими совокупностями оказываются популяции.

ГЛАВА 9

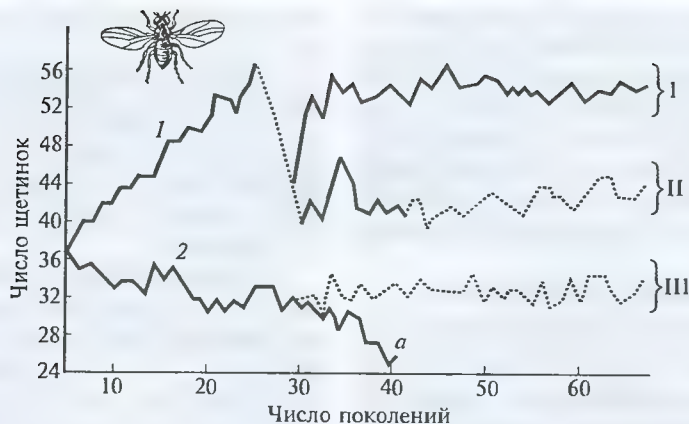
Элементарные факторы эволюции

Общее число эволюционных факторов может быть очень велико, так как бесчисленное множество событий тем или иным путем в состоянии повлиять на генотипический состав популяций. Если исходить из характера воздействия на популяцию эволюционных сил и результатов такого воздействия, то необходимым и достаточным оказывается выделение немногих основных, элементарных факторов.

Прежде чем перейти к описанию этих факторов, необходимо определить, что же конкретно должно меняться в элементарной эволюционной единице (популяции) под воздействием элементарных эволюционных факторов.

9.1. Элементарное эволюционное явление — изменение генотипического состава популяции

Как уже говорилось, одно из основных свойств популяции — генетическая гетерогенность. Даже недавно возникшие клоны и чистые линии очень скоро под давлением мутационного процесса становятся гетерогенными смесями. Эта гетерогенность определяется не только постоянным давлением мутационного процесса, но в большей степени комбинаторикой, рекомбинацией генотипов в процессе перекрестного скрещивания. При отсутствии давлений со стороны



Р и с. 9.1. Пример возникновения элементарного эволюционного явления при искусственном отборе по числу абдоминальных щетинок в эксперименте с *Drosophila melanogaster* (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966)

Пунктир — линия без отбора; *a* — вымерла из-за стерильности потомства. Отбор на увеличение (1) и уменьшение (2) числа щетинок в течение 30 поколений привел к возникновению линий с разными признаками (разным числом щетинок, I—III)

среды или сохранении постоянства условий генетический состав популяций, слегка флуктуируя, будет оставаться в среднем статистически неизменным долгое время.

Если же популяция испытывает сильное давление со стороны каких-либо внешних факторов, то неизбежно произойдет изменение генотипического состава популяции. Оно, как будет показано ниже, возможно благодаря отбору, дрейфу генов, накоплению селективно нейтральных мутаций и другим процессам. Однако эволюционно значимым окажется не флуктуация около среднего значения, а длительное изменение генофонда. Если изменение генофонда окажется не только длительным, но и векторизованным (направленным) и необратимым, то можно говорить о происходящем эволюционно значимом событии — элементарном эволюционном явлении. *Элементарное эволюционное явление — длительное, необратимое и векторизованное изменение популяционного генофонда.*

Элементарное эволюционное явление — еще не эволюционный процесс. Однако без изменения генотипического состава популяции немисливо протекание любого эволюционного процесса, начиная от самого мелкого до самого крупного масштаба. Пока хорошо изученных примеров элементарных эволюционных явлений не-

много. Одним из них является изменение числа абдоминальных щетинок у дрозофилы (рис. 9.1).

Устойчивое изменение генотипического состава популяции возникает лишь в результате естественного отбора (см. гл. 10) — единственно известного направляющего фактора эволюции. Подчеркнем еще раз, что элементарное эволюционное явление — не кратковременная флуктуация, а достаточно длительное изменение генотипического состава популяции, переход одного генотипического равновесия в другое. Видимо, уже на этом самом низком эволюционном уровне процесс эволюции оказывается необратимым.

9.2. Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции

Как показано выше, мутации — элементарный эволюционный материал. Сам же процесс возникновения мутаций — постоянно действующий элементарный эволюционный фактор, оказывающий давление на популяцию.

Значительная часть (от нескольких до нескольких десятков процентов) особей в популяции — носители вновь возникших мутаций. Постоянно идущий в природе му-

тационный процесс ведет к изменению в популяции частоты одного аллеля по отношению к другому. Хотя по каждому отдельному гену давление мутационного процесса обычно невелико, при наличии же большого числа генов в организме оно оказывает заметное действие на генетическую структуру популяции (в сочетании с генетической комбинаторикой).

Генетическая комбинаторика. В результате постоянных скрещиваний в популяции возникает множество новых сочетаний аллелей. Эта генетическая комбинаторика многократно изменяет значение мутаций: они входят в новые геномы, оказываются в разной генотипической среде (см. гл. 11). Потенциально число таких комбинаций имеющегося генетического материала в любой популяции невообразимо велико, но реализуется лишь ничтожная часть из этого теоретически возможного числа вариантов. Реально осуществленная часть комбинаций определяет то обстоятельство, что практически любая особь оказывается генетически уникальной. Это важно для действия естественного отбора (см. гл. 8, 10).

Комбинативная изменчивость, связанная с механизмом распределения хромосом в мейозе, случайной встречей гамет при оплодотворении и процессом кроссинговера, — мощный фактор, повышающий гетерогенность популяций. Подсчитано, что около 98% всех наследственных изменений в популяции обязано своим распространением процессу генетической комбинаторики первично сравнительно редких мутаций.

Безграничная изменчивость, однако, была бы вредна для организма, так как не позволяла бы закрепляться полезным комбинациям генов. Поэтому в эволюции выработались механизмы, не только определяющие увеличение изменчивости, но и ведущие к понижению генотипической изменчивости. На уровне особи генетическая стабильность поддерживается механизмом митоза и распределением генов в геноме по *группам сцепления* в определенных хромосомах, а на уровне ДНК — механизмами репарации.

На уровне же популяции такое ограничение изменчивости связано с тем или иным нарушением *панмиксии* (панмиксия никогда не бывает абсолютной) и гибелью части

особей в процессе борьбы за существование.

Обычно по любому признаку или свойству в природных популяциях наблюдается достаточная степень изменчивости, обеспечивающая потенциальную возможность изменения данного признака или свойства в чреде поколений под давлением эволюционных факторов.

«Обезвреживание» мутаций в эволюции. Значительная часть вновь возникающих мутаций биологически «хуже» исходной нормы. Такое положение не удивительно. Нормальный комплекс генотипов природной популяции — результат длительного отбора лучших комбинаций, поэтому большинство отклонений от нормы должны оканчиваться «вредными» уже потому, что случайное изменение сложного механизма не может его улучшить. В то же время безграничная изменчивость очень легко может разрушить сложнейшие системы взаимодействия, начиная от взаимодействия молекул внутри клетки и кончая взаимодействием особей в популяциях и популяций в биогеоценозах.

Это противоречие решается возникновением в эволюции полового процесса, ведущего к *обезвреживанию мутаций путем перевода их в гетерозиготное состояние*.

Известно, что многие мутации в гетерозиготном состоянии не только не понижают, а часто повышают относительную жизнеспособность особей. Механизм, поддерживающий гетерозиготность особей, связан с возникновением полового размножения. Половой процесс в целом (включая явление гетерозиготности), с одной стороны, позволяет сохранять в популяциях вновь возникающие мутации, которые служат необходимым материалом для дальнейшего протекания процесса эволюции. С другой стороны, половой процесс обезвреживает последствия возникновения мутаций, «скрывая» их в гетерозиготном состоянии. Поэтому можно сказать, что *возникновение разнородности — одно из крупнейших эволюционных приобретений*.

Еще сейчас существуют живые организмы, не имеющие типичного полового процесса (бактерии, цианеи). У них только один набор генов, и поэтому каждая новая

мутация сразу же проявляется в фенотипе. В борьбе за существование позволяет им выжить на протяжении миллиардов лет только высокий темп размножения. Образно говоря, они «не помнят прошлого и не готовятся к будущему», не имея запасов генетической изменчивости, скрытой в гетерозиготном состоянии. Высокая численность и способность к размножению позволяют им приспосабливаться во всех встречающихся на планете условиях существования за счет выживания лишь немногих мутантных особей.

Сказанное касалось тех мутаций, которые при своем возникновении оказываются в той или иной степени вредными для особи¹. Таких мутаций большинство, но какой-то небольшой процент вновь возникающих с самого начала может принести в конкретных условиях не вред, а пользу для особи. Как бы ни была мала доля таких мутаций, они в грандиозных временных масштабах процесса эволюции сами по себе смогут сыграть заметную положительную роль. Примем, что одна подобная мутация возникает на один миллиард обычных; частота возникновения мутации по данному локусу составит 1 на 100 000 гамет (в природе наблюдается частота от 10^{-4} до 10^{-6}); общее число локусов составляет 10 000 (у высших организмов — много больше); численность вида в одном поколении составляет 100 млн особей (численность майских жуков только на 1 км² может достигать 1 млн особей); каждая особь производит за жизнь 1000 гамет (число сперматозоидов, продуцируемых человеком за период половой зрелости, составляет несколько миллиардов, число яйцеклеток — около 400).

При этих исходных условиях в каждом поколении возникнет по всем локусам у всего населения такого гипотетического вида 10 млрд мутаций, из которых только 10 000 будут полезными. Но если учесть, что среднее время существования вида составляет несколько десятков тысяч поколений (см. гл. 12, 13), то за время существования вида в его недрах возникнет около

10 млн мутаций, которые могут быть подхвачены отбором.

При эволюционной оценке мутаций необходимо учитывать и различный характер проявления мутаций в разных условиях. Мутации, вредные в одних условиях, могут оказаться (и оказываются) полезными в измененных условиях (табл. 9.1).

Таблица 9.1. Жизнеспособность особей *Drosophila funebris* — носителей разных мутаций — по отношению к жизнеспособности особей «дикого типа» того же вида, % (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому, 1934)

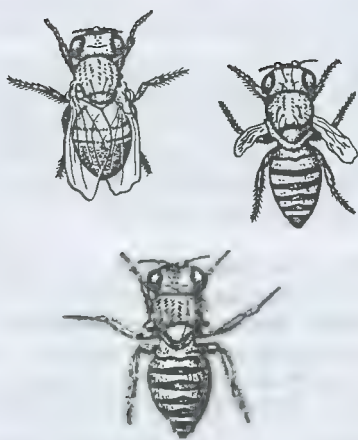
Мутация	Жизнеспособность при температуре, °C		
	15—16	24—25	28—30
<i>eversae</i>	98,3	104,0	98,5
<i>abnormal abdomen</i>	96,2	88,0	80,7
<i>miniature</i>	91,3	69,0	63,7
<i>bobbed</i>	75,3	85,1	93,7

Приведенные в таблице данные показывают, что при 24—25°C (диапазон температур, отличный от нормального, составляющего у этого вида около 20°C) носители мутаций *eversae* у *Drosophila funebris* оказываются более жизнеспособными, чем исходные природные особи. Естественно предположить, что при некотором потеплении в природе мутантные особи будут получать заметное преимущество перед исходной формой и быстро распространяться в природе, используя ранее малодоступные для вида условия существования.

В процессе возникновения нелетающих форм насекомых на океанических островах (этот случай гипотетически был рассмотрен еще Ч. Дарвином) даже более резкие мутации этого типа, вызывавшие редукцию крыльев, оказывались полезными, так как особи с развитыми крыльями сносились ветром в море и погибали в большем числе.

У классического объекта генетиков дрозофилы описано немало мутаций, затрагивающих крылья, вплоть до их полной редукции. На рисунке три из них: *cut* («обрезанные крылья»), *vestigial* («зачаточные») и *apterous* («бескрылость») (рис. 9.2). Французский генетик Ж. Тесье содержал экспериментальную популяцию дрозофил, в кото-

¹ Одна и та же мутация может быть и полезной и вредной в зависимости от условий, поэтому их принято делить на «условно вредные» и «условно полезные» (И.И. Шмальгаузен).



Р и с. 9.2. Внешний вид трех мутантных форм дрозофил с редуцированными крыльями. См. текст (из А.С. Северцова, 1980)

рой мутанты *vestigial* были смешаны с диким типом в открытых ящиках на террасе рядом с морем. Через два месяца численность мух с зачаточными крыльями поднялась с 2,5 до 67%. В безветренные дни число гомозигот *vestigial* не повышалось, а когда ящики с популяцией перенесли в закрытое от ветра помещение, «дикие» мухи, как более плодовитые, стали вытеснять бескрылых. Появление бескрылых насекомых на океанических островах в результате естественного отбора подтвердилось экспериментально.

Говоря о вредности тех или иных мутаций, мы до сих пор рассматривали каждую отдельно взятую мутацию порознь. Однако в природе мутации встречаются всегда в комбинациях друг с другом. Эффект комбинирования может быть положительным для особи в целом, повышая ее жизнеспособность (табл. 9.2). Эта особенность мутаций хорошо известна в практике животноводства и растениеводства: часто две мутантные формы, маложизнеспособные порознь, объединенные в потомстве, обладают ценными хозяйственными свойствами.

Из данных табл. 9.2 видно, что в одном случае (*eversae* × *singed*) жизнеспособность комбинации мутаций оказалась выше исходной для «дикого типа», а в другом (*miniature* × *bobbed*) — выше жизнеспособности обеих исходных форм.

Т а б л и ц а 9.2. Жизнеспособность особей *Drosophila funebris* — носителей комбинаций двух мутаций, % от жизнеспособности «дикого типа» того же вида (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому, 1934)

Комбинации мутаций	Жизнеспособность при 24—25°C
<i>eversae</i> × <i>singed</i>	103,1 —+
<i>miniature</i> <i>bobbed</i>	96,6 ++
<i>eversae</i> × <i>bobbed</i>	85,5 —+
<i>singed</i> × <i>abnormal abdomen</i>	76,6 ——
<i>singed</i> × <i>miniature</i>	67,1 ——

¹ «—» — Пониженная жизнеспособность сравнительно с обеими исходными мутациями; «++» — повышенная жизнеспособность сравнительно с обеими исходными мутациями; «—+» — пониженная жизнеспособность сравнительно с одной исходной формой и повышенная по отношению к другой.

Обобщая данные о вредности и полезности мутаций в процессе эволюции, можно сказать, что в природе мутации необходимы для нормального существования популяции в изменяющихся условиях и для освоения новых, ранее недоступных условий существования. Вредность же мутаций в основном нейтрализуется переводом их в гетерозиготное состояние.

Ненаправленность мутационного процесса. Спонтанный мутационный процесс статистичен и ненаправлен. Это хорошо подтверждается результатами экспериментов в области радиогенетики, показывающими, что величина (радиус) участка молекулы, где происходит точечная мутация, составляет 10^{-7} см.

В микромире действуют законы квантовой механики. Нельзя, например, одновременно точно определить координаты и импульс (энергию) частицы. Выражающий это положение *принцип неопределенности* — такое же фундаментальное свойство природы, как *принцип дискретности* в строении материи. Напомним, что причинность явлений в микромире из-за принципа неопределенности ни в какой мере не нарушается, приобретая вероятностный, статистический характер. Такой же вероятност-

9.3. Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор

ный и статистический характер носят мутационный процесс и его результат — возникновение мутаций. Поэтому невозможно с точностью предсказать, где и когда произойдет та или иная мутация, но можно сказать, что такая мутация с определенной вероятностью появится в данном локусе.

С проблемой ненаправленности мутационного процесса связан вопрос *специфичности действия* химических мутагенов. Замечено, что отдельные химические вещества способны чаще вызывать определенные мутации. Например, оксид этилена вызывает у ячменя появление мутаций увеличенного количества хлорофилла чаще, чем бесхлорофилловых мутаций, а небуларин дает противоположный эффект. Специфичность действия мутагенов позволила надеяться на возможность получения направленных мутаций. Однако даже действие самых специфических мутагенов всегда дает спектр разнообразных мутаций. Направленное изменение наследственности возможно не в природе, а в лаборатории — с помощью *генетической инженерии*: посредством синтеза нужного гена и включения его в геном особи.

Значение мутационного процесса как элементарного эволюционного фактора. Эволюционное значение мутационного процесса определяется тем, что он постоянно поддерживает высокую степень гетерогенности природных популяций — основу для действия других факторов эволюции, прежде всего естественного отбора. Можно сказать, что *мутационный процесс — это фактор-поставщик элементарного эволюционного материала*.

Мутационный процесс ведет к возникновению части того «резерва» наследственной изменчивости, который определит в будущем возможность приспособления популяций к тем или иным изменениям условий среды. Образно говоря, груз мутаций, непрерывно пополняемый мутационным процессом, — это цена, которую «платит» популяция сегодня за возможность сохранения в измененных условиях завтра, приобретения новых признаков и свойств и освоения ранее недоступных условий существования.

При характеристике популяции как элементарной эволюционной единицы одной из важных и постоянных черт признано явление колебания ее численности — *волны жизни* (*популяционные волны*, см. рис. 7.1). Популяционные волны имеют важное значение как один из элементарных факторов эволюции.

Периодические или аperiodические колебания численности характерны для всех без исключения видов живых организмов. Конкретные причины таких флуктуаций могут быть бесконечно разнообразны (как биотические, так и абиотические).

Классификация популяционных волн. В природе встречается множество популяционных волн. Рассмотрим основные.

1. *Периодические колебания численности короткоживущих организмов* характерны для большинства насекомых, одноклеточных растений, большинства грибов и микроорганизмов. В наиболее простом виде это сезонные колебания численности.

2. *Непериодические колебания численности*, зависящие от сложного сочетания разных факторов. В первую очередь они зависят от благоприятных для данного вида (популяции) отношений в пищевых цепях: ослабление пресса хищников для популяций жертв или, например, увеличение кормовых ресурсов для популяций хищников. Обычно такие колебания численности касаются не одного-двух, а многих видов животных и растений в биогеоценозах и порой ведут к коренным перестройкам всего биогеоценоза.

3. *Вспышки численности видов в новых районах*, где отсутствуют их естественные враги. Примерами колебаний численности в XIX—XX вв. служат кролики в Австралии, домовые воробьи в Северной Америке, канадская элодея, американская норка и ондатра в Евразии и др. В XVI—XVII вв. вспышки численности испытывали расселявшиеся с мореплавателями по всему миру крысы (*Rattus norvegicus*). С возникновением городов неимоверно увеличилась численность домовых мух (*Musca domestica*) в связи с распространением помоек и гниющих пищевых запасов около поселений человека.

4. *Резкие непериодические колебания численности, связанные с природными «катастрофами»* (разрушением биогеоценозов или целых ландшафтов). Несколько засушливых лет могут быть причиной серьезных изменений в облике больших территорий (наступление луговой растительности на болотистые места, увеличение площади сухих лугов, выгорание большого числа торфяниковых залежей, сохранявшихся на протяжении нескольких тысяч лет как устойчивый биотоп, и т. д.). Виды с подвижными особями (крупные млекопитающие, насекомые, птицы) или живущими в глубоких слоях почвы страдают меньше неподвижных и малоподвижных форм, живущих в лесу и почве. Другие формы гибнут в огромном числе (растения, моллюски, рептилии, амфибии и др.). На пожарищах хорошо известны вспышки численности иван-чая (*Epilobium angustifolium*) и связанного с ним сообщества насекомых.

Масштабы колебаний численности могут быть различными. Близкие, по-видимому, к максимальным величины колебаний численности в 1 млн раз отмечены в Зауралье для майских жуков (Ю.И. Новоженевым) и в 12 млн раз — для сибирского шелкопряда в западносибирских лесных биоценозах (А.С. Исаевым).

Эволюционное значение популяционных волн. Если численность какой-либо популяции резко идет на убыль, то от многочисленной популяции случайно могут остаться немногие особи. Например, лесной пожар не затронул небольшой участок леса, где и сохранились остатки популяции короедов (биологические свойства оставшихся в живых короедов в данном случае не имели значения, их спасла случайность). В популяции, пережившей катастрофическое сокращение численности, частоты генов (точнее, частоты аллелей) скорее всего будут иными, чем во всей исходной популяции до начала спада численности. Если вслед за сокращением численности следует резкий ее подъем, то новой вспышке численности дает начало оставшаяся немногочисленная группа. Генотипический состав этой группы и определит новую генетическую структуру всей популяции в период следующего расцвета ее численности. При этом некоторые ранее присутствовавшие в малых концентрациях

мутации могут совершенно исчезнуть из популяции, а концентрация других мутаций может случайно резко повыситься (рис. 9.3). В целом произойдет случайное колебание концентраций разных генотипов и мутаций в популяции. В этом и состоит основное эволюционное значение волн численности. Действие волн жизни как эволюционного фактора предполагает неизбежное, случайное уничтожение особей, благодаря чему редкий перед колебанием численности генотип (аллель) может сделаться обычным и подхвачен в дальнейшем естественным отбором.

При определенных условиях это случайное и кратковременное колебание численности может превратиться в элементарное эволюционное явление — изменение на протяжении ряда поколений генотипического состава популяции.

Механизм действия популяционных волн в эволюции иллюстрируется модельным примером. В закрытый ящик положено 500 белых и 500 черных шаров, что соответствует частоте аллелей в популяции: $P = 0,50$. Удалим из ящика наугад 10 шаров (что соответствует «выжившим» 5 диплоидным особям), предположим 4 из них будут черными, 6 — белыми ($P = 0,40$ и $P = 0,60$). В следующий момент жизни нашей «популяции» общую численность «особей» увеличим в 100 раз (400 черных, 600 белых). Если мы опять наугад удалим 10 шаров, то велика вероятность, что у нас в руках окажутся шары в соотношении, очень далеком от первоначального (например, 2 черных и 8 белых и соответственно $P = 0,20$ и $P = 0,80$). Это соотношение частот в третьей наугад взятой выборке из средней величины «популяции» (200 черных и 800 белых) легко может случайно сдвинуться в сторону теперь уже преобладающих белых, и «популяция» будет представлена почти лишь белыми шарами: велика вероятность того, что мы вытащим 9 белых и 1 черный ($P = 0,10$ и $P = 0,90$). Точно так же и в природных популяциях случайные колебания частот аллелей могут быть причиной устранения или резкого повышения концентрации какого-либо гена.

Теоретические расчеты показывают, что влияние популяционных волн может быть особенно заметно в популяциях очень малой

abcdEf	abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	Abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abCdef	abcdef	abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcDef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	aBcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdeF	abcdef	abcdeF	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdeF	abcdef	abcdeF	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdeF	abcdeF	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	Abcdef
abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef	abcdef
abcDef	abcdef	abcdef	abcDef	abcdeF	abcdef	abcdef	abcdef

Р и с. 9.3. Схема действия популяционных волн: а, b, c, d, e, f — различные гены, в совокупности обозначающие индивидум; A, B, C, D, E, F — соответствующие мутации, встречающиеся в разной концентрации. Если в результате резкого изменения численности в популяции сохранятся только выделенные пунктиром особи (в данном примере составляющие 10% всего числа особей), то концентрация мутаций в популяции резко изменится (из Э. Бауэра и Н.В. Тимофеева-Ресовского, 1943)

величины обычно при численности размножающихся особей не более 500. Именно в этих условиях *популяционные волны могут как бы подставлять под действие естественного отбора редкие мутации* (внося их в увеличенных концентрациях в популяционный генофонд) *или устранять уже довольно обычные варианты.*

Итак, *действие популяционных волн, так же как и действие мутационного процесса, статистично и ненаправленно* (хотя природа действия этих эволюционных факторов совершенно различна). *Популяционные волны служат «поставщиком» эволюционного материала.* Действие этого фактора трудно вычленишь в «чистом виде» — очень мало точных данных по оценке величины его давления в природных популяциях. Вероятно, давление популяционных волн, особенно в малых по численности популяциях, должно заметно превышать давление мутационного процесса.

Популяционные волны и мутационный процесс даже при совместном действии еще не могут обеспечить протекания эволюционного процесса. Для этого нужны факторы, длительно действующие в одном направлении. Один из них — изоляция.

9.4. Изоляция как элементарный эволюционный фактор

Изоляция — возникновение любых барьеров, ограничивающих панмиксию. Значение изоляции в процессе эволюции и

сводится к нарушению свободного скрещивания, что ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями и отдельными частями всего населения вида. Без такого закрепления эволюционных различий невозможно никакое формообразование.

Разнообразие форм и проявлений изоляции в природе так велико, что для понимания эволюционной роли изоляции необходимо кратко описать основные ее проявления в природе.

Классификация явлений изоляции. В природе существуют *пространственная и биологическая изоляции.*

Пространственная изоляция может существовать в разных формах: водные барьеры разделяют население «сухопутных» видов, а барьеры суши изолируют население видов-гидробионтов; возвышенности изолируют равнинные популяции, а равнины — горные популяции и т. д. Сравнительно малоподвижные животные — наземные моллюски на Гавайских островах связаны с влажными долинами. В результате, в каждой из сотен долин на больших островах возникает самостоятельная популяция со своими специфическими особенностями.

Возникновение территориально-механической изоляции объясняется историей развития видов на определенных территориях. В приведенных двух случаях (рис. 9.4) основной причиной изоляции стало наступление ледников. За время, прошедшее после исчезновения ледников, изолированные формы еще не приобрели значительных



Р и с. 9.4. Примеры разорванных ареалов:

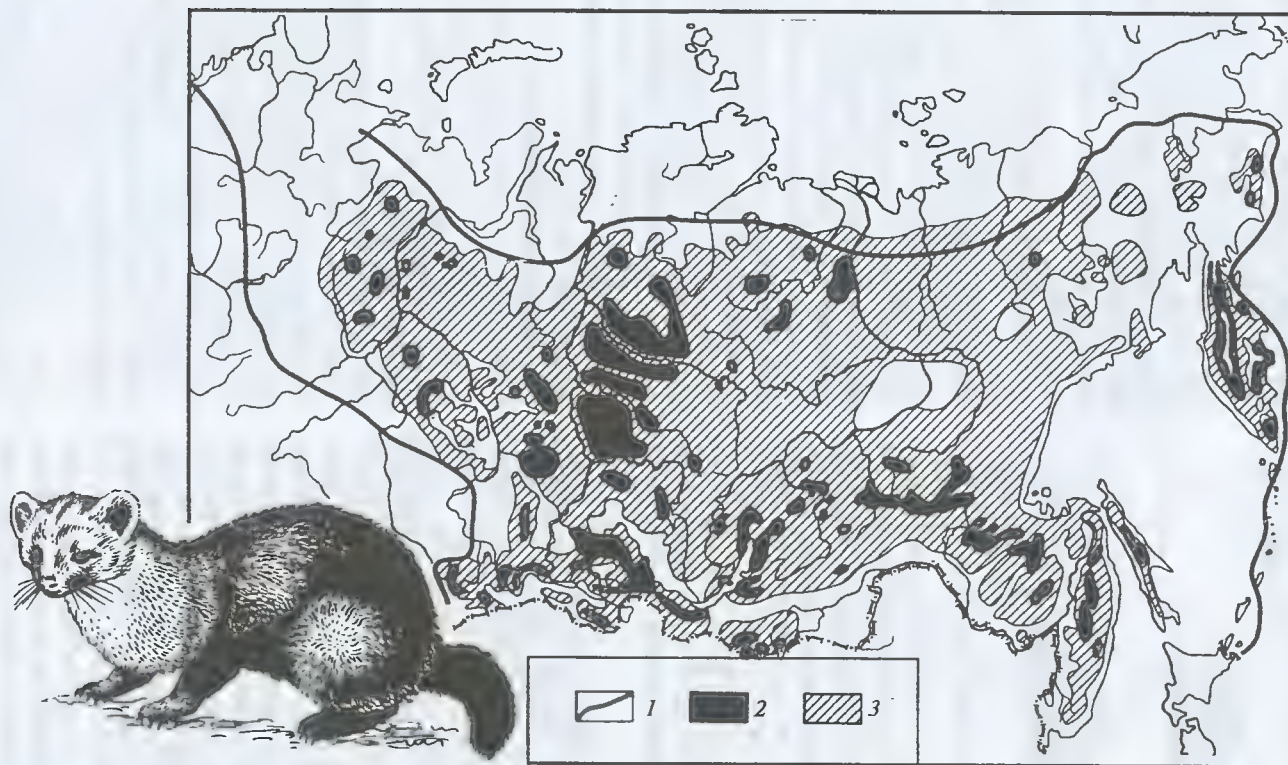
ареалы голубой сороки (*Cyanopica cyana*) (1) и выюна (*Misgurnus fossilis*) (2) (из Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., 1977)

морфофизиологических различий и относятся, по-видимому, к единым видам. Впрочем молекулярно-генетические исследования могут показать, что это формы уже возникшего видового ранга (полной изоляции на протяжении жизни десятков тысяч поколений обычно бывает достаточно для возникновения видов).

В настоящее время в связи с деятельностью человека в биосфере все чаще и чаще возникает подобная пространственная изо-

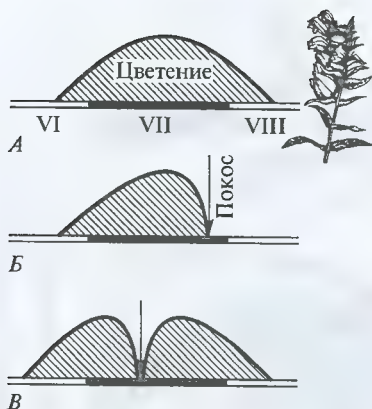
ляция отдельных популяций внутри очень многих видов. Типичным примером стало возникновение в Евразии к началу XX в. разорванного ареала у соболя (*Martes zibellina*) — результат интенсивного промысла (рис. 9.5). Обычно быстрое возникновение подобного разорванного ареала служит опасным симптомом возможного исчезновения вида.

Пространственная изоляция может возникнуть внутри видов малоподвижных жи-



Р и с. 9.5. Пространственная структура ареала соболя (*Martes zibellina*) (по А.А. Насимовичу и В.В. Тимофееву, 1973):

1 — границы ареала; 2 — оставшиеся в 30-е годы популяционные островки населения; 3 — территория, занимаемая соболем в 80-е годы XX в.



Р и с. 9.6. На некошеных лугах большой погреток (*Alectorolophus major*) цветет и плодоносит в течение всего лета (А). При регулярном кошении в конце лета (Б) образовалась раса погретка, успевающая принести семена до начала покоса. При более раннем регулярном покосе (В) возникли две расы — ранневесенняя и позднее-сенняя. Позднеесенняя раса содержала растения, замедленно развивающиеся до начала покоса, очень низкие, не повреждаемые при косьбе, но затем быстро зацветающие и успевающие дать семена до начала мороза. Пример фенологического полиморфизма (рисунок по данным Н.В. Цингера, 1920)

вотных и растений, не разделенных заметными физико-географическими барьерами. Известно, что обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), населяющий многие районы центральной части европейской территории России, в настоящее время практически сплошь находит подходящие условия для гнездования как в не обжитых человеком местах, так и в зарослях по обочинам дорог, в парках и даже скверах больших городов. При этом наблюдается четко выраженная клинальная¹ изменчивость пения этих птиц: по числу «коленец», по тембру и другим особенностям существуют постепенные переходы от одной местности к другой (характер песни наследственно обусловлен). Возникновение такой клинальной

¹ Клинальной изменчивостью принято называть количественное варьирование признака или комплекса признаков популяций в определенной географической последовательности (Дж. Хаксли), осуществляемое в конечном итоге действием естественного отбора в градиенте физико-географических условий.

изменчивости возможно только потому, что соловьи, несмотря на существование у них частых сезонных перелетов, обладают большим гнездовым консерватизмом: молодые возвращаются практически на то же место, где они вывелись.

Пространственная изоляция внутри вида существует в двух проявлениях: изоляция какими-либо барьерами между частями видового населения и изоляция, определяемая большей возможностью спаривания близко живущих особей, т. е. изоляция расстоянием.

Возникновение пространственной изоляции связано с радиусом репродуктивной активности вида (см. гл. 7).

Радиус репродуктивной активности наземных моллюсков обычно равен нескольким десяткам метров, а чирков — тысяче километров. Значение физико-географических барьеров в пространственной изоляции связано с биологическими особенностями вида в целом.

Биологическую изоляцию обеспечивают две группы механизмов: устраняющие скрещивание (докопуляционные) и изоляция при скрещивании (послекопуляционные). Первые механизмы предотвращают потерю гамет, вторые связаны с потерей гамет и зигот (Э. Майр).

Спариванию близких форм препятствуют различия во время половой активности и созревания половых продуктов. Известно существование «яровых» и «озимых» рас у миног (*Lampetra*) и некоторых лососевых рыб (*Oncorhynchus*), которые резко отличаются временем нереста; между особями каждой из рас существует высокая степень изоляции. Среди растений известны случаи генетически обусловленного сдвига в период цветения, создающего биологическую изоляцию этих форм — явление **фенологического полиморфизма** (рис. 9.6).

В природе обычно биотопическая изоляция, при которой потенциальные партнеры по спариванию встречаются, так как они реже предпочитают разные места обитания. Так, часть зябликов (*Fringilla coelebs*) гнездится в лесах таежного типа, а другая — в невысоких и редких насаждениях с большим числом полян. Потенциальная возможность перекрестного спаривания особей этих групп ограничена. Интересный пример био-

топической изоляции — симпатрические внутривидовые формы у обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*). В Европе обитает несколько «биологических рас» кукушек, различающихся генетически закрепленной окраской яиц. В Восточной Европе одни откладывают голубые яйца в гнезда обыкновенной горихвостки и лугового чекана, другие — светлые в крапинку яйца — в гнезда мелких воробьиных птиц, имеющих яйца сходной окраски. Изоляция между этими формами кукушек поддерживается за счет уничтожения видами-хозяевами недостаточно замаскированных яиц. У многих видов предпочтение биотопа — эффективный изоляционный механизм.

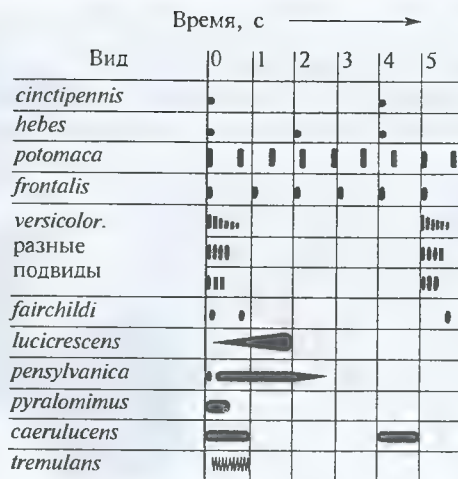
Большое значение в возникновении и поддержании биологической изоляции у близких форм имеет *этологическая изоляция* — осложнения спаривания, обусловленные особенностями поведения. Велико разнообразие способов этологической изоляции у животных. Ничтожные на первый взгляд отличия в ритуале ухаживания и обмена зрительными, звуковыми, химическими раздражителями будут препятствовать продолжению ухаживания. Возможно, у животных этологические механизмы — наиболее обширная группа из докопуляционных изолирующих механизмов.

На рис. 9.7 показан характер световых вспышек у североамериканских светляков рода *Photurus*. Различия между близкими видами, а иногда и разными группами популяций внутри вида, определяются длительностью, частотой и интенсивностью вспышек.

Важным изолирующим механизмом, затрудняющим скрещивание близких видов, оказывается возникновение морфофизиологических различий в органах размножения (*морфофизиологическая изоляция*), а также специализация в опылении у растений.

У животных близких видов различия копулятивных органов особенно характерны для некоторых легочных моллюсков, насекомых, а среди млекопитающих — ряда групп грызунов.

Описанные главные механизмы изоляции обычно достаточны для предотвращения в природных условиях возможности скрещивания форм, принадлежащих к разным видам, и понижения эффективности скре-



Р и с. 9.7. Пример эколого-этологической изоляции. Характеристика световых вспышек североамериканских светляков рода *Photurus*. Высота и длина пятен в таблице указывают на интенсивность и длительность вспышки (из Э. Майра, 1968)

щивания у внутривидовых форм, далеко разошедшихся в процессе эволюции (подвидов, групп удаленных географических популяций и т. п.).

Вторая большая группа изолирующих механизмов в природе связана с возникновением изоляции после оплодотворения (*собственно-генетическая изоляция*), включающей гибель зигот после оплодотворения, развитие полностью или частично стерильных гибридов, а также пониженную жизнеспособность гибридов.

При межвидовом спаривании часто образуются вполне жизнеспособные гибриды, но у них, как правило, не развиваются нормальные половые клетки. В случае же нормального развития гамет гибриды оказываются малоплодовитыми. В природе есть случаи такой изоляции посредством гибридизации: на границе обитания двух близких форм постоянно существует зона, населенная вполне жизнеспособными гибридными особями, но их потомство либо ослаблено и не выдерживает конкуренции с более сильными особями родительских видов, либо нежизнеспособно. На существование такого гибридизационного барьера между видами обычно указывает наличие в природе устой-



Р и с. 9.8. Соприкосновение двух близкородственных форм — черной (*Corvus corone*) и серой ворон (*Corvus corax*) без образования широкой гибридной зоны (пример изоляции посредством гибридизации по Э. Майру, 1968)

Гибриды оказываются менее жизнеспособными по сравнению с родительскими формами. Судя по неодинаковой ширине гибридной зоны и некоторому колебанию ширины зоны в разные годы, относительная жизнеспособность гибридов, видимо, различна в разных поколениях и частях ареала: 1 — серая ворона; 2 — черная ворона

живых гибридных зон между близкими видами. Такие гибридные зоны известны для некоторых насекомых, серой и черной ворон в Европе (рис. 9.8) и других форм.

Значение изоляции в эволюции. Изоляция как эволюционный фактор не создает новых генотипов или внутривидовых форм. Значение изоляции в процессе эволюции состоит в том, что она закрепляет и

усиливает начальные стадии генотипической дифференцировки, а также в том, что разделенные барьерами части популяции или вида неизбежно попадают под различное давление отбора. Изоляция ведет к сохранению специфичности генофонда дивергирующих форм.

Важная характеристика действия изоляции как фактора эволюции — это ее дли-

тельность. В большинстве случаев причина возникновения биологической или пространственной изоляции сохраняется на длительное время.

Действие изоляции на эволюционный материал по существу статистично и ненаправленно, и в этом изоляция сходна с другими эволюционными факторами (мутационный процесс и популяционные волны).

Существенный результат изоляции на микроэволюционном уровне — возникновение и усиление *гомозиготизации* на окраинах ареала.

Сравнивая относительное значение давления элементарных эволюционных факто-

ров, надо отметить, что *давление изоляции* обычно *превосходит* *давление мутационного процесса* и, видимо, *близко к величине давления волн жизни* (в конкретных условиях эти величины могут быть различными).

Изоляция расчленяет исходные популяции на две или более, а группы популяций — на различающиеся формы. Любая группа особей в природе давлением изоляции отделена от других близких групп.

Следовательно, действие изоляции — обязательное условие всякого достаточно длительного этапа эволюционного процесса.

Оценивая роль трех элементарных эволюционных факторов, можно сказать, что первые два фактора (мутационный процесс и волны жизни) — факторы-поставщики элементарного эволюционного материала (хотя и действуют совершенно по-разному), а изоляция оказывается фактором-усилителем генетических различий между группами особей.

Механизм действия трех факторов различен, но общими для них являются ненаправленность, неопределенность и стохастичность действия. В природе три эволюционных фактора действуют совместно, однако роль каждого может усиливаться в зависимости от конкретной обстановки. Даже совместное действие трех элементарных факторов не обеспечивает устойчивого протекания направленного процесса эволюции.

Направленность эволюции придает действие естественного отбора.

ГЛАВА 10

Естественный отбор — движущая и направляющая сила эволюции

В предыдущей главе показано значение мутационного процесса, волн жизни и изоляции для эволюции. Эти элементарные факторы эволюции действуют ненаправлен-

но. В то же время эволюция в целом не хаотический, а направленный процесс, связанный с выработкой новых и новых приспособлений, возникновением одних и вымира-

нием других видов, возникновением иерархической системы таксонов, осуществлением прогрессивного развития живой природы. Известен лишь один направленный эволюционный фактор — естественный отбор.

В настоящее время учение о естественном отборе пополнено новыми фактами и развито множеством новых подходов. Однако основные положения, развитые Ч. Дарвином в обосновании теории отбора, полностью сохраняют свое значение.

10.1. Значение данных селекции для вскрытия механизма действия естественного отбора

Теория естественного отбора возникла на широком фундаменте практической селекции (см. гл. 3). На примере возникновения разных пород голубей Ч. Дарвин убедительно показал, что все они получены человеком благодаря размножению тех особей, которые оказывались носителями каких-то желательных признаков или свойств. Таким же образом были созданы человеком все без исключения, порой причудливые, формы домашних животных и культурных растений, предназначенные для удовлетворения тех или иных потребностей человека.

Результаты искусственного отбора стали особенно ощутимыми с началом систематического применения его в *методической* (сознательной) форме еще II—I тыс. лет до н.э. в Китае, Индии, Месопотамии, Риме и других древних центрах цивилизации. Селекционер заранее определяет основные показатели будущей породы или сорта и старается затем реализовать свой идеал путем подбора родителей для скрещивания. Эффект такого отбора увеличивается при большой выборке исходных особей — это повышает вероятность быстрого нахождения особей с нужными отклонениями.

В бессознательном отборе Ч. Дарвин увидел аналогию процесса, действующего в природе независимо от человека. Только место человека, определяющего оставление для размножения нужных ему особей, в природе занимает процесс, действующий без чьей-либо заранее заданной цели, — естественный процесс успешного выживания

каждого вида в меняющихся условиях среды.

10.2. Предпосылки естественного отбора

Ч. Дарвин обосновал принцип естественного отбора, исходя из двух основных предпосылок: во-первых, характерной для всех живых существ наследственной гетерогенности особей, во-вторых, изначальной, избыточной численности потомства при стационарной общей численности вида в целом.

Гетерогенность особей. Известно, что во всех популяциях особи отличаются друг от друга по многим наследственным особенностям: первично они связаны с возникновением мутаций и комбинированием наследственных факторов родителей при скрещивании. Постоянное действие мутационного процесса и генетической комбинаторики сделало наследственную гетерогенность характерным свойством популяции (см. гл. 7) и первой важнейшей предпосылкой действия естественного отбора.

Прогрессия размножения — другая необходимая предпосылка естественного отбора, обеспечивающая исходную, всегда избыточную численность каждого вида, поскольку на свет появляется гораздо больше особей, чем их доживает до взрослого состояния. На это явление геометрической прогрессии размножения обращали внимание Ж. Бюффон, К. Линней, Т. Мальтус, А. Бекетов и др., подчеркивая, что каждый вид при реализации его потенциальных возможностей к размножению в состоянии за короткие сроки покрыть всю планету. Однако никто до Ч. Дарвина не понял значения этого явления для эволюции: создания условий для борьбы за существование, с одной стороны, и повышения спектра появляющихся на свет наследственно разнообразных особей — материала для естественного отбора — с другой.

Борьба за существование. Термин «борьба за существование» со времен Ч. Дарвина понимается в *метафорическом смысле как любые взаимоотношения особей с окружающими абиотическими и биотическими условиями.*

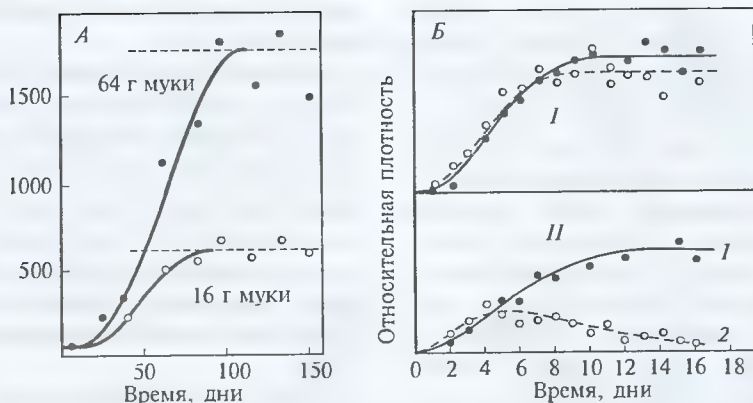


Рис. 10.1. Примеры борьбы за существование (БЭС) в экспериментах. А. Внутривидовая БЭС. Численность мучного хрущака (*Tribolium confusum*) в зависимости от исходного количества муки (по Р. Чэпман, 1931). Б. Межвидовая БЭС. Численность особей двух видов парамеций (*Paramecia*) при размножении отдельно (I) и в смешанной культуре (II). В смешанной культуре *P. aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) второй вид погибает (Г.Ф. Гаузе, 1934)

Борьба за существование охватывает все формы активности особей, направленные на поддержание жизни и размножение. Особь вступает в определенные отношения с другими организмами, фактически соревнуясь в добычании пищи и защите от врагов. Например, заяц спасается от волка и других хищников бегством, но заяц, захвативший зимой при недостатке корма осиную ветку, соревнуется в этом с другими зайцами. Это примеры проявления *прямой борьбы за существование*, как *межвидовой* (зайцы — волки), так и *внутривидовой* (зайцы — зайцы) (рис. 10.1). Встречается еще *косвенная* (или *соревнование*) борьба за существование. Например, особи одного вида как бы соревнуются между собой в устойчивости против действия неблагоприятных факторов среды — голода, холода, засухи, засоленности и т. д. (*конституциональная борьба*). Примеры борьбы за существование не сводятся к борьбе в прямом смысле слова. Даже внутривидовые отношения в разные периоды и в зависимости от среды могут быть конкурентными, нейтральными или играть роль взаимопомощи. Так, например, при небольшой плотности отношения между личинками дрозофилы нейтральны, при средней плотности они помогают друг другу использовать среду, предотвращая высыхание ее и развитие бактерий и плесени. При очень высоких плотностях отношения между личинками дрозофи-

лы оказываются явно конкурентными в использовании среды. Точно так же в зависимости от освещенности и насыщения почвы элементами питания взаимоотношения между видами бобовых и злаковых переходят от сотрудничества к конкуренции. В экспериментах на примере культурных растений и сорняков показано, что при внесении больших количеств удобрения конкурентные взаимоотношения между ними ослабевают. Обоюдопользные взаимоотношения насекомых и опыляемых ими растений, так же как и взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике, тоже есть формы борьбы за существование.

При более подробной классификации форм борьбы за существование выделяют (И.И. Шмальгаузен и др.) *внутригрупповую* (которая, в свою очередь, может быть активной и пассивной), *межсемейную* и *межгрупповую* (также активную и пассивную). Борьба за существование связана с гибелью (*элиминацией*) особей. Различают такие типы элиминации: общая, индивидуальная, прямая и косвенная, семейная и групповая. Выделение этих категорий показывает на чрезвычайную сложность проявления борьбы за существование, изучением которой занимаются многие направления современной экологии.

Единственным объективным мерилom борьбы за существование служит соотношение между числом родившихся особей и

числом особей из них, принявших участие в оставлении потомства. Но это не что иное, как естественный отбор — дифференциальное размножение особей в популяциях (см. ниже). Поэтому Ч. Дарвин рассматривал борьбу за существование скорее как *предпосылку* действия естественного отбора.

В эволюционном учении подробный анализ борьбы за существование приобретает смысл только с точки зрения механизма действия естественного отбора. Несомненно, что в рамках экологии специальное изучение роли борьбы за существование, интенсивности ее в разных условиях, а также выяснение связей между организмами в биоценозах может иметь и важное самостоятельное значение. Можно сказать, что в этой области эволюционной экологии приоритет принадлежит отечественным биологам (В.Н. Сукачев, Г.Ф. Гаузе, С.А. Северцов и др.), которые экспериментально в 30-е годы XX в. исследовали роль борьбы за существование.

Концепция борьбы за существование лежит в основе большинства разделов современной экологии и, в частности, представлений о механизмах регуляции численности особей в популяции.

10.3. Определение понятия «естественный отбор»

Сопоставляя вывод о наличии в природе борьбы за существование, ведущей к ограничению размножения, с выводом о всеобщей изменчивости признаков и свойств, Ч. Дарвин пришел к принципиальному заключению о *неизбежности в природе процесса избирательного размножения одних и гибели других особей — наличия процесса естественного отбора*. Особи одного вида неизбежно отличаются друг от друга какими-либо наследственными особенностями. В процессе борьбы за существование ничтожные на первый взгляд отличия могут дать преимущества в размножении одним особям и определить неудачу других. В конечном итоге в живых остаются (и, что еще важнее, оставляют больше потомства) лишь те особи, которые обладают определенными, благоприятными в данных условиях особенностями. В ходе борьбы за су-

ществование проверяются достоинства *каждой* особи.

Понятие «естественный отбор» относится к фундаментальным понятиям не только эволюционного учения, но и всей биологии. Ч. Дарвин определил естественный отбор как сохранение особей с полезными и гибель с вредными индивидуальными отклонениями — «переживание наиболее приспособленных». Однако эти формулировки недостаточно отражают некоторые важные генетические последствия действия отбора.

В процессе естественного отбора важны не столько выживание или гибель особей, сколько их *дифференцированное размножение*. Главное значение в эволюции имеет не само выживание особей, а вклад каждой особи в генофонд популяции. В генофонд популяций больший вклад внесет та особь, которая оставит более многочисленное потомство. Сам факт выживания вплоть до достижения старости без оставления потомства (если даже особь индивидуально очень жизнеспособна) не будет иметь последствий для эволюции; без размножения вклад особи в генофонд популяции равен нулю. Только успех в распространении и закреплении определенных аллелей (или целых генных комплексов) в популяциях ведет к возникновению элементарного эволюционного явления (см. гл. 9), лежащего в основе всякого эволюционного процесса. Но достигается это лишь при дифференцированном воспроизведении генотипов. Успех в размножении разных особей может служить объективным генетико-эволюционным критерием естественного отбора.

Следовательно, *под естественным отбором нужно понимать избирательное (дифференцированное) воспроизведение генотипов (или генных комплексов)*. Приведенная формулировка применима к микроорганизмам, грибам, растениям и животным независимо от способа их размножения и продолжительности жизни индивида.

Объект отбора. Под отбор могут попасть либо отдельные индивиды, либо целые группы: семьи, популяции, группы популяций, виды, наконец, целые сообщества. Соответственно этому различают *индивидуальный и групповой отбор* (см.

ниже). Любой групповой отбор всегда сводится в конце концов к отбору тех или иных индивидов, первично действуя в пределах популяций. Отсюда популяция — *это поле действия отбора* как элементарного фактора эволюции. В пределах популяций отбираются (т. е. преимущественно оставляют потомство) индивиды, обладающие какими-то достоинствами перед другими. Эти достоинства выражены наличием или отсутствием каких-либо признаков или свойств, рассматриваемых как *точки приложения отбора*.

Из генетики известно, что генотип целостен в структурном и функциональном отношении и между всеми генами особи существуют сложные взаимодействия. Итогом таких взаимоотношений выступает то или иное развитие признака в фенотипе особи. Борьба за существование происходит не между генами и признаками, а между их носителями — особями. Именно индивиды — *элементарные объекты отбора*. По-видимому, отбор начинается уже на уровне гамет. Сперматозоиды и яйцеклетки в момент оплодотворения могут находиться в конкурентных взаимоотношениях.

Сфера действия естественного отбора как элементарного фактора эволюции затрагивает все жизненно важные признаки и свойства особи. Успех в размножении в первую очередь зависит от общей жизнеспособности особи. Чрезвычайно существенно, что отбор всегда идет по фенотипам. *Принцип отбора по фенотипам* означает, что непосредственной точкой приложения отбора может быть лишь конкретный результат реализации генетической информации в виде определенного признака или свойства. В фенотипе особи отражаются особенности генотипа, поэтому в чреде поколений отбор по фенотипам сводится к отбору определенных генотипов. Но отбор генотипов происходит исключительно через отбор фенотипов. Такая двойственность и ступенчатость в действии отбора определяет важность фенотипа и фенотипической изменчивости в эволюции.

В результате развития генетики полностью подтвердилось предположение Ч. Дарвина о том, что отбор по одному-единственному признаку практически невозможен. В процессе развития каждый ген оказывается

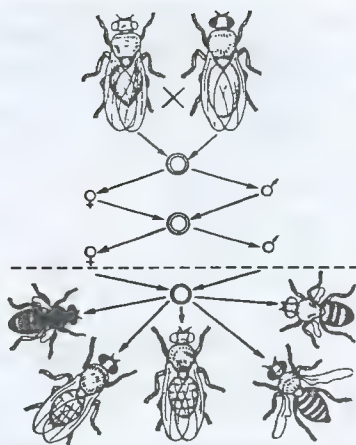
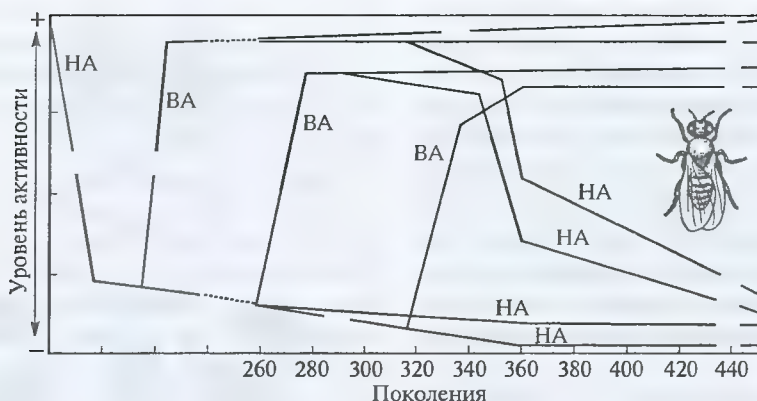


Рис. 10.2. Мутация «полифен» у дрозофилы одновременно затрагивает особенности жилкования, форму и расположение крыльев, строение лапок и глаз (из А.С. Северцова, 1980)

связанным с многими признаками. Проявление этого принципа называется *полифенией* или *плейотропией*. Примером плейотропного действия наследственного изменения одного гена является действие мутации «полифен» у дрозофилы. Эта мутация одновременно меняет жилкование, форму и расположение крыльев, строение лапок, глаз и еще ряд признаков (рис. 10.2). Теория и практика показала, что *единицей отбора всегда оказывается не отдельный признак или свойство, а весь генотип, вся особь в целом*. Признак оказывается лишь точкой приложения отбора.

При оценке сферы действия отбора надо помнить, что признаки, находящиеся под постоянным контролем отбора, прямо и непосредственно связаны с процессами, ведущими к повышению вероятности оставления потомства. Но есть признаки и свойства, возникающие в эволюции как результат «соотбора» (рис. 10.3). Такие второстепенные (с приспособительной точки зрения) признаки и свойства могут включаться в сферу действия отбора лишь опосредованно, в виде *шлейфа автоматически соотбираемых признаков* или генных комплексов. Возможно, наконец, что в процессе эволюции произойдет «переоценка ценностей» и бывшие случайные и имеющие меньшее приспособительное значение признаки станут одними из важных и непосред-



Р и с. 10.3. Искусственный отбор в серии близких линий *Drosophila melanogaster* велся по одному признаку — половой активности самцов (из Л.З. Кайданова, 1986)

Направление отбора показано на рисунке стрелкой: НА — низкоактивная линия; ВА — высокоактивная линия. В результате отбора все линии ВА отличались от линии НА по многим признакам, по которым специального отбора не было: частоте встреч аномального строения брюшка, уровню двигательной активности, плодовитости самок и фертильности самцов, активности ювенильного гормона, концентрации мутаций, повышающих и понижающих жизнеспособность, и др. Эксперимент, охвативший 440 поколений, подтвердил, что отбор по одному признаку всегда влечет за собой шлейф автоматически соотбираемых признаков

ственно подхватываемых (или устраняемых). Проблема отбора таких признаков и свойств связана с интересными эволюционными явлениями — *корреляцией, пре- и постадаптациями* (см. гл. 11 и 14).

Существует одно ограничение сферы действия отбора. Естественный отбор не может изменить организацию какого-либо вида без пользы для него самого и лишь на пользу другому виду. Такие изменения «запрещены» в процессе эволюции самим принципом действия естественного отбора, подхватывающего лишь признаки и свойства, определяющие успех в размножении особей данного вида. Отбор часто направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу. Иногда такие приспособления оказываются удивительно тонкими и сложными и *никогда не направлены против данного вида*. Однако отбор часто ведет к созданию признаков и свойств, невыгодных для отдельной особи и полезных для популяции и вида в целом (см. гл. 11).

Примером такого приспособления является гибель некоторых лососевых рыб сразу после нереста. Предполагают, что гибнущие рыбы вносят в водоемы большое количество органического вещества, что

способствует успешному развитию следующего поколения. *Групповые приспособления* — результат действия естественного отбора на группы особей внутри вида.

10.4. Примеры действия естественного отбора

Начиная с конца XIX в. неоднократно предпринимались попытки экспериментальной проверки гипотезы естественного отбора и непосредственного анализа в природе механизма протекания процесса отбора. При этом удалось неопровержимо доказать возможность действия отбора (в обобщенной, «догенетической», трактовке) как выживание наиболее приспособленных особей. Однако безупречные доказательства творческого (направленного) действия естественного отбора были получены лишь в середине XX в.

Несколько специальных работ по экспериментальному изучению действия естественного отбора проведены в конце XIX — начале XX в. при выяснении роли защитной окраски.

Для богомола (*Mantis religiosa*) характерен внутривидовой полиморфизм по окраске: существуют желтые, зеленые и бурые особи. На расчищенной от травы площадке в 120 м² блекло-бурого цвета на расстоянии 1 м друг от друга к колышкам были привязаны богомолы бурого, желтого и зеленого цвета (М.М. Беляев). За 12 дней опыта птицами (чеканы-каменки) было уничтожено 60% желтых, 55% зеленых и только 20% бурых богомолов (у бурых окраска тела совпадала с цветом фона). Соответствие организма среде обитания достигается через уничтожение менее приспособленных. Вместе с тем оказалось, что для выживания требуется комплекс приспособлений. В частности, было замечено, что защитная роль окраски возрастает, если она сопряжена с позой покоя. Более подвижные особи и при наличии защитной окраски выклеивались птицами.

Сходные опыты еще ранее проведены на других насекомых. Е. Паультон (1898) расположил 600 куколок бабочки-крапивницы (*Vanessa urticae*) на коре, изгороди, стенах и желтых листьях крапивы. В тех случаях, когда окраска куколок совпадала с окраской фона, птицами было уничтожено не более 57% куколок, а при различии в окраске — более 90%.

Одним из самых обстоятельных экспериментальных исследований процесса отбора до сих пор остается работа В.Н. Сукачева (1928), проведенная с одуванчиком (*Taraxacum officinale*). Учитывалось не только выживание отдельных особей, но и успех в размножении. Одуванчик, как известно, размножается и путем перекрестного опыления, и путем апомиксиса. С одной и той же лужайки под Санкт-Петербургом были выбраны три генетически и фенотипически различающиеся формы: с мелко-рассеченными листьями (тип А), сильно опушенные (тип Б) и с длинными красными черешками (тип В). Растения, выращенные из семян каждого типа, были высажены на расстоянии 18 и 3 см друг от друга. Подсчитывалось число выживших в разных условиях растений, число цветков на одном растении, число семян на соцветии и на растении в целом. Результаты показали, что в условиях редкой посадки наиболее жизнеспособны растения типа Б (табл. 10.1).

Т а б л и ц а 10.1. Результаты экспериментального изучения действия естественного отбора у одуванчика (по В.Н. Сукачеву, 1928)

Бюти- пы рас- тений	Процент вымерз- ших растений при посадке		Семенная про- дуктивность рас- тений при редкой посадке		Общее число семян одного расте- ния, шт.
	редкой	густой	число соцвет- тий, шт.	число семян в соцвет- тии, шт.	
А	22,9	73,2	27	70	1890
Б	31,1	51,1	38	70	2660
В	10,3	75,9	10	140	1400

Растения типа Б оказались наиболее плодовитыми по общему числу семян, хотя по числу семян в одном соцветии преимущество было у растений типа В. В эксперименте исследовано действие естественного отбора в том виде, в каком он часто выступает в природе. Оценка особей проводилась по общей жизнеспособности (и числу потомства), а не по отдельно взятому признаку, как это было в опытах с богомолами и куколками бабочек-крапивниц. Ю.А. Музланов подбирал упавшие крылья от стрекоз (*Leucorrhinea quadripunctata*), которых схватывали в воздухе белые трясогузки (*Motacilla alba*). Другую серию крыльев исследователь получил от стрекоз, пойманных сачком в те же часы на той же луговине. По половине промеров крыльев (в 6 промерах из 12), выполненных с большой тщательностью, были найдены статистически достоверные различия между сравниваемыми сериями. Кроме промеров учитывалось наличие в крыльях мелких качественных вариаций — фенов. Оказалось, что крылья съеденных стрекоз достоверно отличались наличием редких фенов для этого вида. Все это может означать только то, что трясогузки в среднем чаще схватывали уклоняющихся особей. Данные наблюдения за стрекозами хорошо совпадают с таковыми при сравнении длины крыльев обыкновенных воробьев, погибших и выживших во время одной из сильных бурь в Нью-Йорке. У погибших птиц крылья были или очень короткие, или очень длинные, у выживших — среднего размера. Анализ погадок ушастой совы (*Asio otus*) в Предуралье выявил, что этот

хищник селективно вылавливает из популяции обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) особей, отличающихся большей пугливостью, с меньшими размерами тела и несколько более асимметричным строением черепа (Е.А. Хиревич, 2002).

Эти и другие данные показывают реальность существования отбора как процесса дифференцированного истребления, приводящего к избирательному размножению особей внутри популяций. Однако эти эксперименты еще не показали творческой, ведущей роли отбора в образовании новых признаков и свойств, позволившей Ч. Дарвину положить принцип отбора в основу теории эволюции.

10.5. Ведущая роль отбора в возникновении новых признаков

Рассмотрим несколько классических примеров отбора, начиная с явления *индустриального меланизма*.

В XIX—XX вв. в развитых индустриальных районах происходило потемнение окраски у многих бабочек. Так, в Европе в настоящее время более чем у 70 видов чешуекрылых окраска изменилась. Причины и механизм этого явления удалось изучить на примере бабочки березовой пяденицы (*Biston betularia*), которая днем обычно неподвижно сидит на светлой коре, сливаясь с фоном дерева (рис. 10.4).

В 1848 г. на окраине Манчестера впервые были пойманы единичные экземпляры березовой пяденицы темного цвета — меланисты. Редкая вначале меланистическая форма впоследствии стала интенсивно распространяться в промышленных задымленных и загрязненных районах, вытесняя белую форму. Темная форма бабочек нежи-

данно оказалась покровительственной (в связи с закопчением стволов деревьев и других мест их дневного отдыха). Наблюдения за некоторыми насекомоядными птицами (славки, синицы и др.) показали, что вдали от промышленных центров они вылавливают в основном темных бабочек, а в промышленных — белых (табл. 10.2).

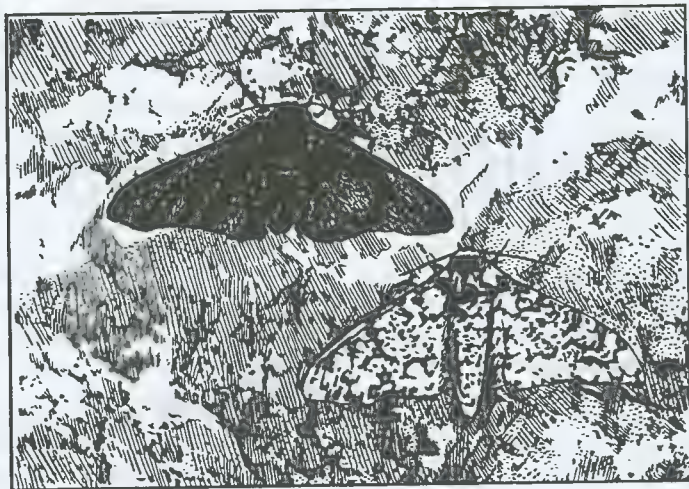
Данные таблицы отмечают существование сильного отбора, направленного против темных форм в незагрязненных местностях и против светлых в загрязненных и закопченных районах. Распространение меланистической формы было определено поддержкой естественным отбором доминантного гена *carbonaria*, ответственного за темную окраску и связанного с изменением поведения (бабочки активно выбирали темный фон субстрата и были менее подвижными).

В результате комплексного анализа, проведенного систематиками, генетиками, экологами на протяжении более 100 лет, впервые была неопровержимо доказана *ведущая роль естественного отбора в возникновении и распространении нового признака*. Анализ механизма формирования индустриального меланизма способствовал превращению представлений Ч. Дарвина о ведущей роли отбора в возникновении новых признаков и свойств из правдоподобной гипотезы в теорию. Сейчас накоплены и другие данные, свидетельствующие о ведущей роли отбора при изменениях популяций и видов в природе.

Были изучены микроэволюционные изменения, происходящие в популяциях ужей (*Natrix sipedon*) на островах оз. Эри в Северной Америке. Ужи этих островов делятся по рисунку поперечных полос на четыре группы: А, Б, В, Г. Ужи типа А белые, у них отсутствуют полосы, у типа Г полосы наи-

Т а б л и ц а 10.2. Результаты экспериментов по изучению истребляемости светлых и темных форм березовой пяденицы в разных районах Англии (по данным В. Кетлуэлла, 1956)

Район	Выпущено, шт.		Выживаемость, % (выловлено световыми ловушками)		Уничтожено (отношение темных к светлым)
	светлых	темных	светлых	темных	
Закопченный	137	447	13	27	1:2,1
	64	154	25	53	1:2,1
Незакопченный	393	406	13,7	4,7	2,9:1



Р и с. 10.4. Типичная (светлая) форма березовой пяденицы (*Biston betularia*), малозаметная на светлой коре дерева, тогда как меланистическая форма заметна хорошо (из Г. Стеббинса, 1966)

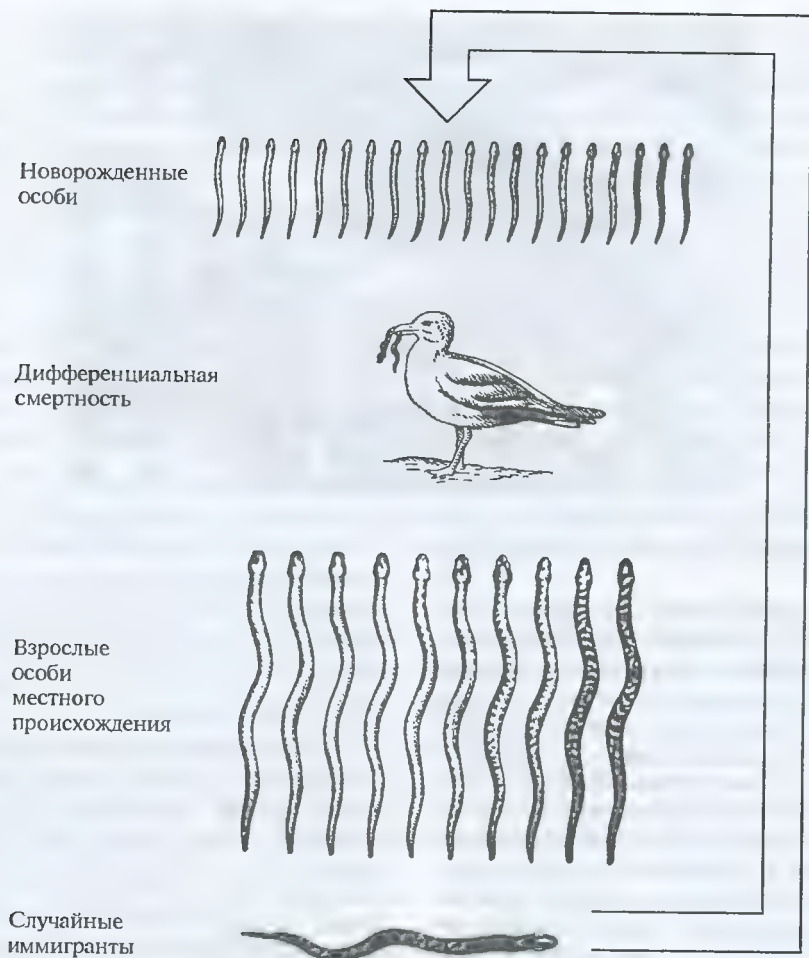
более выражены, типы Б и В занимают промежуточное положение (рис. 10.5). Доминирующими вокруг озера оказываются ужи группы Г, на островах встречаются группы А, Б и В. Излюбленными местами обитания ужей на островах служат известняковые скалы, обрывы и галечные отмели. С островов были взяты оплодотворенные самки и от них получено потомство. Как у взрослых особей, так и у детенышей встречались все типы окраски. Однако в характере распределения полосатости существовали различия. Оказалось, что среди взрослых ужей больше особей с менее выраженной полосатостью (типы А и Б), чем среди молодых, развившихся из яиц, отложенных пойманными на островах самками. Это связано с избирательной элиминацией особей на островах в постэмбриональный период. На белых известняковых скалах островов преимущественно выживают светлые особи без полос. Полосатая окраска оказывается защитной в болотистых местах на материке вблизи озера. Вероятность выживания полосатых особей на островах примерно в 4 раза меньше, чем у особей без полос. Редкая встреча полосатых ужей объясняется возможностью незначительной миграции материковых ужей на острова, притока аллелей «полосатости» в островные популяции.

Остановимся на анализе случаев действия отбора, касающегося сохранения и ус-

тановления в популяциях полиморфизма (см. гл. 8), т. е. наличия двух (или более) разных форм, соотношение которых не может быть определено только протеканием мутационного процесса.

Первый пример — анализ встречаемости красных и черных форм двуточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*), проведенный Н.В. Тимофеевым-Ресовским с сотрудниками в 1930—1966 гг. Подробно рассмотрен в гл. 8 (см. рис. 8.10)). Другой пример возникновения внутрипопуляционного полиморфизма под действием естественного отбора — распространение серповидноклеточной анемии в некоторых тропических районах Старого Света (Л. Полинг, А. Аллисон, Г. Нилл и др.) в 50—60-х годах XX в.

Серповидноклеточная анемия — болезнь крови, связанная с возникновением наследственного дефекта в молекуле гемоглобина, — ведет к резкому снижению способности крови переносить кислород. Эритроциты при этом приобретают форму серпа. Люди, гомозиготные по рецессивному гену серповидноклеточности, погибают в возрасте до 2 лет. Кажется бы, при таком отрицательном направлении отбора этот ген должен был бы давно исчезнуть из популяций. Однако на самом деле около 20% коренного населения Африки, 8—9% негров в США и Бразилии, 10—15% населения некоторых частей Индии и ряда других стран оказыва-



Р и с. 10.5. Естественный отбор среди ужей (*Natrix sipedon*) оз. Эри: на светлых известковых скалах островов происходит избирательная элиминация темных форм (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966)

ются гетерозиготными по этому гену. Такая высокая концентрация летального гена в природе оставалась загадкой, пока не определили, что в гетерозиготном состоянии ген серповидноклеточности определяет устойчивость особи к малярии. Малярия же, как известно, в некоторых тропических странах мира — одна из основных причин смертности населения.

Естественный отбор, направленный на выживание и размножение особей, покровительствует индивидам, гетерозиготным по гену серповидноклеточности. В потомстве же гетерозиготных людей могут появляться гомозиготы по серповидноклеточности, ко-

торые оказываются летальными уже в силу развития серповидноклеточной анемии. Так, сложное разнонаправленное давление отбора на устойчивость к малярии, с одной стороны, и устранение из популяции гена серповидноклеточности — с другой, в силу действия генетических закономерностей приводит к установлению устойчивого полиморфизма.

Много примеров ведущего действия отбора описано в связи с повышением устойчивости некоторых грызунов и насекомых к ядохимикатам, а микроорганизмов — к антибиотикам. Известно, что эффективность применения даже самых совершенных ядо-

химикатов быстро и резко снижается в результате отбора особей в пределах рас и популяций вредителей по устойчивости к ним. Так, в 1947 г. применение антикоагулянта крови — варфарина — в небольших дозах приводило через 5 дней к гибели всей затравливаемой популяции крыс. Однако недавно было обнаружено, что некоторые крысы пожирают варфарин без всякого вреда для себя (см. рис. 7.2). Повышение устойчивости крыс к варфарину — результат отбора и последующего распространения особей, случайно оказавшихся невосприимчивыми в пределах популяции. Так возникла раса крыс, названная «суперкрысами», причем возникли они на основе нескольких разных мутаций почти во всех странах мира.

Аналогично положение при борьбе с «вредными» насекомыми. Внутри популяции насекомые часто оказываются неоднородными по устойчивости к ядохимикатам (даже в линиях, полученных от отдельных особей мух, выживаемость после действия ДДТ колеблется от 0 до 100%). Эта наследственная неоднородность служит основой для повышения их популяционной устойчивости к ядохимикатам. После воздействия ядов выживают лишь устойчивые особи, они в результате реализации части потенциала размножения (см. гл. 9) образуют популяции, устойчивые к действию ядов.

У устойчивых форм обнаружен ряд мутаций, определяющих синтез фермента ацетилхолинэстеразы, происходит отбор на фиксацию в популяции аллелей, вызывающих разрушение инсектицида в организме, по формированию структур покровов, ограничивающих поступление яда в организм, и поведения, связанного с избеганием контактов с пестицидом. Так, например, у комнатной мухи было обнаружено 9 разных мутаций (в разных хромосомах), определяющих устойчивость к разным инсектицидам.

Эти явления известны и при повышении устойчивости микроорганизмов к антибиотикам и другим лекарственным препаратам.

Ч. Дарвин часто расшифровывал творческую роль естественного отбора путем сравнения его с искусственным отбором. В этой связи интересны два примера. Первый — исследование Н.В. Цингером льня-

ного рыжика (*Camelina linicola*) — сорняка в посевах льна. Анализ показал, что сорняк образовался под действием бессознательного естественного отбора из ярового рыжика (*C. glabrata*), разводимого в культуре для получения масла. Семена ярового рыжика, как и любого другого растения, обнаруживают наследственные различия по величине, массе, цвету, темпам прорастания и т. д. Семена ярового рыжика заносились в посевы льна человеком или естественным путем. По внешнему виду льняной рыжик сходен с льном: тонкий и мягкий стебель, узкие и тонкие листья, вытянутые междоузлия. Опыты показали, что при выращивании ярового рыжика в густых и увлажненных посевах льна уже в первом поколении они приобретают особенности, свойственные льняному рыжику (увеличивается высота стебля; в посевах льна высокие стебли позволяют избежать недостатка света). Эти изменения хотя и не наследуются, но определяют возможность сохранения сходных мутаций (в дальнейшем замена фенокопий генокопиями). Отбор мутантных особей ярового рыжика, случайно оказавшихся сходными с льном, привел к формированию нового вида сорняка — льняного рыжика.

Другой пример — формирование фенологического полиморфизма у погремка *Alectorolophus* под влиянием сроков и числа покосов. Как показал Н.В. Цингер, *R. major* представляет собой комплекс форм, отличающихся друг от друга продолжительностью жизни и морфологически. На скашиваемых участках встречается форма, цветущая в течение июня — августа (*A. m. montanus*). На участках, скашиваемых в июне, у большого погремка дифференцировалась раннеспелая раса, тогда как на участках, скашиваемых в июле, — позднеспелая (см. рис. 9.6). На пашне и в посевах обнаружена сорная форма (*A. m. apters*), которая отличается от ранее упомянутых не только морфологически, но и по срокам цветения и созревания, неосыпаемостью семян и т. д. Аналогичный механизм предполагается и для образования подвидов *A. m. vernalis* и *A. m. aestivalis*, описываемых некоторыми авторами как виды.

Рассмотренные примеры действия отбора в природе и эксперименте свидетельствуют о существовании отбора и его ре-

шающей роли в создании и распространении различных свойств и признаков, вплоть до возникновения новых видов.

10.6. Эффективность и скорость действия естественного отбора

Эффективность и скорость действия естественного отбора зависят в первую очередь от величины *давления отбора* (т. е. степени количественного воздействия). Для оценки величины давления отбора необходимо познакомиться с понятием *адаптивная ценность генотипа*.

В процессе отбора индивидуальные достоинства каждого генотипа в популяциях оцениваются по способности передавать гены будущим поколениям. *Способность генотипа к выживанию и воспроизведению по сравнению с другими генотипами в популяциях называется адаптивной ценностью генотипа*. Она характеризует степень относительной приспособленности генотипа (W), которая колеблется в пределах от 0 до 1. При $W = 0$ передача генетической информации индивида следующему поколению отсутствует и аллель исчезает из популяции; при $W = 1$ образуется максимальное число гамет с данным наследственным признаком (полностью реализуются потенциальные возможности к размножению).

Адаптивная ценность генотипа определяется всем комплексом генов, поэтому даже генотипы, гомозиготные по одному и тому же гену, могут обладать различной адаптивной ценностью. Количественно адаптивную ценность выражают в % частот аллелей до и после отбора, т. е. с учетом их частот в поколениях, что, в свою очередь, зависит от коэффициента отбора.

Коэффициент отбора (S) характеризует интенсивность элиминации или снижение воспроизведения мутантного аллеля по сравнению с исходной формой. Представляет величину, обратную адаптивной ценности генотипа: варьирует от 1 до 0. Чем больше адаптивная ценность генотипа, тем ниже коэффициент отбора. Если $W = 1$, то $S = 0$. Если из 100 родившихся особей с определенным признаком до размножения доживут все, а с другим признаком — лишь 99 особей,

то можно сказать, что в первом случае коэффициент отбора равен 0, а во втором — 0,01. В природных условиях коэффициент отбора обычно не превышает 0,10—0,20, чаще имеет меньшие значения. Конечно, по отношению к летальным мутациям, резко понижающим жизнеспособность организмов, коэффициент отбора может достигать 1,0.

Коэффициент отбора может выражать как возрастание, так и убывание концентрации аллеля. В первом случае имеет место размножение носителя, во втором — его элиминация.

В природе оценка адаптивной ценности генотипа по отдельным признакам происходит редко, обычно отбор идет по комплексу признаков. Для характеристики адаптивной ценности всех генотипов в популяции определяют *среднюю приспособленность* $\bar{W}$. Она равна сумме частот генотипов после отбора и определяется по формуле Харди — Вайнберга (см. гл. 8):

$$\bar{W} = p^2 W_0 + 2pq W_1 + q^2 W_2.$$

При этом среднюю приспособленность доминантной гомозиготы принимают за 1, а приспособленность остальных генотипов соотносят к ней в процентах:

Генотипы	Средняя приспособленность
AA	$W_0 = W_0 / W_0 = 1$
Aa	$W_1 = W_1 / W_0 = 1 - S$
aa	$W_2 = W_2 / W_0 = 1 - S_2$

Применяя эти формулы и зная соотношение генотипов до и после отбора, легко определить коэффициент отбора (табл. 10.3).

Чем значительнее коэффициент отбора, тем интенсивнее отбор против каких-либо генотипов, т. е. выше *давление отбора*. Давление отбора за отрезок времени всегда приводит к достижению определенного положительного результата (изменению частот генов). Это *эффективность отбора*.

Отбор особенно эффективен против доминантных мутаций и при условии их полного выражения (экспрессивность) и проявления (пенетрантность, см. 8.2). При $S = 1$ популяция за одно поколение избавляется

Т а б л и ц а 10.3. Пример определения величины коэффициента отбора (S) генотипов

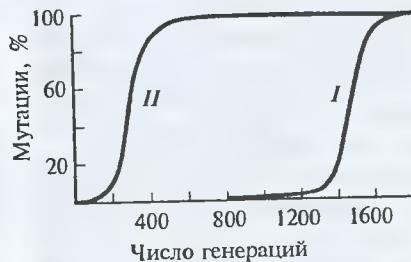
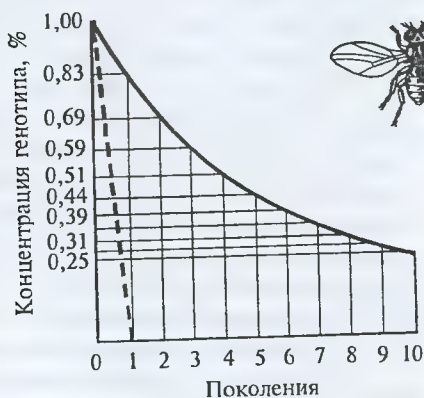
Показатели	Генотипы		
	AA	Aa	aa
Частота до отбора	0,25	0,50	0,25
Частота после отбора	0,35	0,48	0,17
Относительная выживаемость	$W_0 = 0,35/0,25 = 1,4$ $\frac{W_0}{W_0} = 1,4 / 1,4 = 1,0$	$W_1 = 0,48/0,50 = 0,96$ $\frac{W_1}{W_0} = 0,96 / 1,4 = 0,7$	$W_2 = 0,17/0,25 = 0,68$ $\frac{W_2}{W_0} = 0,68 / 1,4 = 0,4$
Коэффициент отбора	$1,0 - 1,0 = 0$	$1,0 - 0,7 = 0,3$	$1,0 - 0,4 = 0,6$

от доминантных летальных мутаций (рис. 10.6). Например, отсутствие насыщения популяций человека мутацией одной из форм карликовости (ахондроплазия) объясняется ее доминантностью и устранением в результате отбора. Особи, несущие ее, умирают в раннем возрасте, и по этой причине она не накапливается в популяциях человека. Отбор против рецессивных генов и при неполном доминировании, наоборот, затруднен. В гетерозиготном состоянии (под «прикрытием» нормального фенотипа) они ускользают от действия отбора. Особенно трудно избавиться от рецессивных мутаций большие популяции, где их перевод в гомозиготное состояние происходит очень медленно (рис. 10.7).

Эффективность отбора, как следует из данных рис. 10.7, в значительной степени

зависит от исходной концентрации гена в популяции. При очень низких (I) и очень высоких (II) концентрациях отбираемого признака (гена) отбор действует слишком медленно, при средних концентрациях — очень быстро даже при низких значениях коэффициента отбора. Расчеты показывают, что при значении коэффициента отбора, равном всего 0,01, в популяции с доминантным геном A и рецессивным a возрастание частоты первого гена пойдет следующим образом (К. Пэтау, 1939):

Возрастание, %	Число поколений
0,1—1	232
1—50	559
50—98	5189
98—99	5070
99—99,9	90 231



Р и с. 10.6. Отбор против доминантного (пунктир) и рецессивного генотипа при давлении отбора $S = 1$. Исходная концентрация генотипов равна 1% (из Н.П. Дубинина, 1970)

Р и с. 10.7. Отбор против доминантных (II) и рецессивных (I) признаков при низких и высоких концентрациях (по В. Людвигу, 1940)

Заметим, что данные расчеты значительно упрощены, в них не учтено давление других факторов на концентрацию гена в популяции (например, мутационного процесса, отбора по другим коррелированным с изучаемым признаком и т. п.).

Отсутствие отбора ($S = 0$) вряд ли возможно в природных популяциях. Различные генотипы обязательно отличаются друг от друга, и при постоянном давлении жизни у них разные вероятности достижения репродуктивного возраста.

10.7. Основные формы естественного отбора

В современной эволюционной теории вопрос о формах естественного отбора остается одним из дискуссионных. Выделяется более 30 различных форм отбора. Однако основных форм отбора в популяциях только три: *стабилизирующий, движущий и дизруптивный*.

Стабилизирующий отбор — форма естественного отбора, направленная на поддержание и повышение устойчивости реализации в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства. При стабилизирующем отборе преимущество в размножении получают особи со средним выражением признака. Эта форма отбора как бы охраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или другую сторону от сложившейся нормы (рис. 10.8).

Действие стабилизирующего отбора можно пояснить на многих примерах. Так, после снегопада и сильных ветров в Северной Америке было найдено 136 полуживых домовых воробьев (*Passer domesticus*); 72 из них выжили, а 64 погибли. У погибших птиц были очень длинные или очень короткие крылья. Особи со средними — «нормальными» — крыльями оказались более выносливыми.

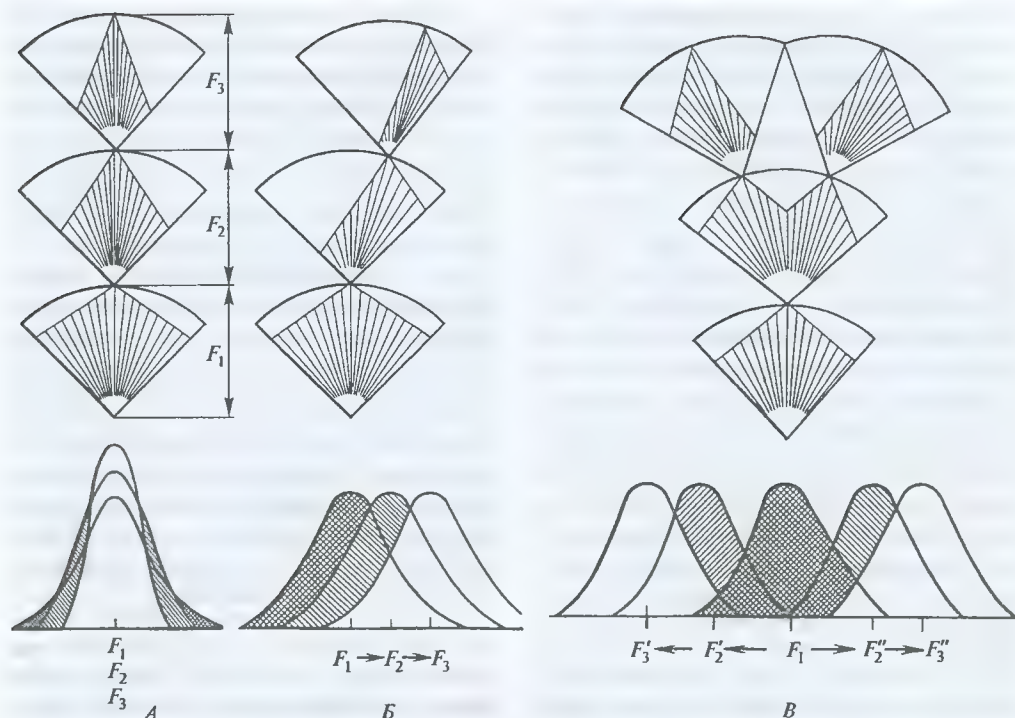
Другой пример — размеры и форма цветков у энтомофильных растений. Исследование ветро- и насекомоопыляемых растений показало, что размеры и форма цветков у энтомофильных растений более ста-

бильны, чем у анемофильных. Устойчивость цветков энтомофилов обусловлена сопряженной эволюцией растений и их опылителей, «выбравкой» уклонившихся форм. Шмель не может проникнуть в слишком узкий венчик цветка, хоботок бабочки не может коснуться слишком коротких тычинок у растений с длинным венчиком. Только растения с цветками, строго соответствующими «стандартам», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюцией цветковых растений и насекомых-опылителей, могут оставить потомство. Известно, что обычно наибольшее число особей в каждой популяции обладает средней выраженностью любого признака. Этот факт, подтвержденный многими тысячами исследований разнообразных признаков, служит косвенным доказательством всеобщности действия стабилизирующей формы отбора.

Один из результатов действия стабилизирующего отбора — биохимическое единство («биохимическая универсальность») жизни на Земле. Так, аминокислотный состав низших позвоночных и человека почти один и тот же, почти одинаков состав ферментов у разных растений и т. д. Биохимические основы жизни, возникшие на заре биологической эволюции, оказались надежными для воспроизведения организмов независимо от уровня их организации. Об эволюции химического состава живых организмов нередко говорят как о «теме с небольшими вариациями», что порой даже используется для доказательства отсутствия отбора вообще. На самом деле в этом проявляется действие стабилизирующего отбора.

Стабилизирующая форма отбора в течение сотен тысяч и миллионов поколений оберегает виды от существенных изменений. Она действует до тех пор, пока условия жизни, при которых данный признак или свойство выработано, существенно не меняются. Стабилизирующая форма отбора оберегает норму от разрушающего влияния мутационного процесса. Без него не было бы устойчивости в живой природе. В этом состоит важная консервативная роль естественного отбора, необходимая также для сохранения и усиления результатов движущей формы отбора.

Необходимо еще раз подчеркнуть два аспекта действия стабилизирующего отбо-



Р и с. 10.8. Схема действия стабилизирующей (А), движущей (Б) и дизруптивной (В) форм естественного отбора (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977)

F_n — поколения. На популяционных кривых заштрихованы элиминируемые варианты. Величина дуги при отборе внутри поколения соответствует широте нормы реакции по данному признаку

ра. С одной стороны, негативный аспект, т. е. элиминация всех особей, отклоняющихся от «стандартного» фенотипа; иногда эта форма отбора определяется как *нормализующий отбор*. С другой стороны, можно выделить и позитивный аспект стабилизирующего отбора, который обозначается термином *канализирующий отбор* (К. Уоддингтон), — отбор индивидов с генами, способными стабилизировать процесс онтогенеза и снижать его чувствительность ко всяким помехам (внутренним и внешним). В популяциях могут появляться гены, понижающие жизнеспособность фенотипа. В таких случаях отбор будет направлен в пользу особей с комплексом генов (супергенов), обеспечивающих устойчивый ход онтогенеза и способность к модификациям. Какая из двух форм стабилизирующего отбора (нормализующий или канализирующий) окажется важнее, зависит от интенсивности притока новых генов в популяцию (Э. Майр).

Движущий отбор. Движущей (или направленной) формой отбора принято называть отбор, способствующий сдвигу среднего значения признака или свойства. Такой отбор способствует закреплению новой нормы взамен старой, пришедшей в несоответствие с условиями. Изменение признака при этом может происходить как в сторону усиления, так и ослабления. Большинство приводившихся ранее прямых и косвенных доказательств естественного отбора относится именно к движущей форме, отражающей классическое, дарвиновское, понимание сущности отбора.

Утрата признака — обычно результат действия движущей формы отбора. Например, в условиях функциональной непригодности органа (или его части) естественный отбор способствует их редукции. Утрата крыльев у части птиц и насекомых, пальцев у копытных, конечностей у змей, глаз у пещерных животных, корней и листьев у рас-

тений-паразитов — примеры действия движущего отбора в направлении редукции органов. Материал для действия отбора в направлении редукции органов доставляется разного рода мутациями, которые ведут к дезинтеграции организма и нарушению системы его корреляций (см. гл. 14).

Была экспериментально изучена возможность изменения числа щетинок у дрозофилы (*Drosophila melanogaster*). Направленный отбор через 30 поколений в одной линии снизил их число с 32 до 25, а в другой (после 20 поколений) повысил до 45—50 шт. (см. рис. 9.1). Генетический анализ мух новых линий показал наследственную обусловленность вновь возникших особенностей. В экспериментах с тем же видом дрозофилы показана возможность заметного повышения холодоустойчивости после отбора. Так, у исходной линии при температуре 0 °C выживало лишь 28% четырехдневных личинок. После 30 поколений отбора для личинок температура 0 °C превратилась в фактор, стимулирующий развитие. Этот процесс характерен в природе; часто первоначально вредный фактор при его постоянном действии превращается в фактор нормального развития. Анализ показал, что холодоустойчивость в эксперименте возникла не в результате распространения единичной мутации, вызванной действием холода, а в результате действия движущего отбора в пределах гетерогенной популяции.

Дизруптивный отбор. Эта форма отбора существует в тех случаях, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютного преимущества в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на одной территории. При этом в одних условиях отбирается одно качество признака, в других — другое. Дизруптивный отбор направлен против особей со средним и промежуточным характером признаков и ведет к установлению полиморфизма в пределах популяций. Популяция как бы «разрывается» по данному признаку на несколько групп. Поэтому дизруптивный отбор называется также разрывающим или расчленяющим. Итак, *дизруптивной называется форма отбора, благоприятствующая более чем одному фенотипу и действующая против средних промежуточных форм.*

Во всех случаях полиморфизма действовал отбор дизруптивной формы. Рассмотрим пример действия такого отбора по закреплению полиморфизма по окраске раковин у земляной улитки (*Cerpea nemoralis*). Эти улитки различаются по количеству полос на раковине и степени пигментированности входного отверстия раковины в зависимости от окраски фона. Так, в лесах, где почвы коричневого цвета, чаще встречаются особи с коричневой и розовой окраской раковин, на участках с грубой и желтой травой преобладает желтая окраска и т. п. Подобные различия в окраске раковин явно приспособительны, так как предохраняют животных от истребления птицами. Полиморфизм улиток по окраске — результат действия дизруптивного отбора против средней нормы: единая популяция распадается на несколько форм и ни одна из них не имеет решающего преимущества перед другой.

Общий результат дизруптивного отбора — формирование *гетерозиготного полиморфизма*. Результат дизруптивного отбора (и возникновение его) можно представить в виде совместного и попеременного действия ведущего и стабилизирующего отбора.

Другие формы естественного отбора. Как уже говорилось, к настоящему времени выделено несколько десятков разных форм естественного отбора, связанных с отдельными специфическими сторонами действия единого, всеобщего («дарвиновского») естественного отбора. Рассмотрим некоторые из них.

Часто оказывается так, что определенный генотип имеет селективное преимущество только тогда, когда он редок в популяции, и немедленно теряет это преимущество, оказавшись в избытке. Это типичная ситуация действия *частотно-зависимого отбора*. Именно под его контролем находятся многие признаки покровительственной окраски типа мимикрии (например, при *апостатическом отборе* — одной из форм частотно-зависимого отбора — полиморфизм в популяции жертвы может поддерживаться избирательным хищничеством, направленным на более многочисленную форму).

Когда в лабораторной популяции дрозофил менялось соотношение самцов, веду-

щих свое происхождение из двух разных природных популяций, самцы, оказавшиеся в меньшинстве, участвовали в спариваниях непропорционально чаще самцов, составляющих большинство. Во всех подобных случаях приспособленность генотипа (т. е. положительное давление отбора) будет функцией частоты этого генотипа.

Другая большая группа примеров действия естественного отбора связана с выбором одной из двух главных стратегий размножения: либо короткая продолжительность жизни, ранняя половая зрелость и огромное число потомков, либо длительная жизнь особи, позднее наступление зрелости, небольшое число потомков. И в первом (*r*-стратегия и соответственно *r*-отбор), и во втором случае (*K*-стратегия и соответственно *K*-отбор) достигается в конечном итоге сохранение популяции. При *r*-отборе большая часть энергетических затрат вида идет на появление сравнительно многочисленного потомства (обычно в нестабильных условиях), при *K*-отборе — на выживание исходно немногочисленного потомства (обычно в стабильных условиях среды). Рассмотренные формы отбора могут быть названы в общей форме *плотностно-зависимым* отбором (т. е. отбором, связанным с плотностью населения популяции).

Из других более частных форм отбора упомянем *дестабилизирующий отбор* (Д.К. Беляев) и *отбор местообитания*. Под дестабилизирующим отбором имеется в виду разрушение коррелятивных связей в организме при интенсивном отборе в каком-то определенном направлении. Так, например, отбор на уменьшение агрессивности у хищных зверей в неволе ведет к дестабилизации цикла размножения (животные

могут размножаться круглый год). Последняя форма отбора может быть проиллюстрирована таким примером: самки двух близких видов дрозофил Гавайских островов откладывают яйца на одном и том же виде растений, но самки одного вида откладывают яички на теневой стороне растения, тогда как другого — исключительно на солнечной стороне. Отбор местообитаний определяет более полное использование пространства близкими симпатрическими видами (ведет к увеличению *суммы жизни*, как образно заметил в свое время Ч. Дарвин, не выделявший никаких специальных форм естественного отбора, но в своих работах прозорливо описавший практически все основные формы действия отбора).

10.8. Половой отбор

Естественный отбор, касающийся признаков особей одного пола, называется половым отбором. Обычно половой отбор вытекает из борьбы между самцами (а в более редких случаях — между самками) за возможность вступить в размножение.

Теория естественного отбора объясняет факты полового диморфизма (рис. 10.9). Казалось бы, яркая окраска самцов многих птиц, зазывающие брачные крики и специфические запахи самцов действуют демаскирующе, но они имеют смысл для размножения, для успеха в половом отборе, так как повышают возможность участия в воспроизведении потомства. У самцов сильно развиты орудия для турнирного боя (рога, клыки, шпоры и т. п.). Эти органы вначале возникли как средство защиты в ходе борь-



Рис. 10.9. Пример полового диморфизма в строении приматов: А — голова самца носача (*Nasalis larvatus*); Б — голова самца тамарина (*Saguinus mystax*). Усы и нос в значительно меньшей степени развиты у самок этих видов (из А. Портмана, 1967, А.А. Парамонова, 1978)

бы за существование, а затем «подхватывались» половым отбором. В половом отборе большую активность обычно проявляют самцы, что выражается в боях, пении, ухаживании, демонстративном поведении. Наиболее активные самцы чаще занимают типичные для вида территории и тем самым у них больше шансов найти самку для спаривания. Развитие яркой окраски и привлечение внимания к самцам в период брачного сезона для вида выгодно в целом, так как самки остаются в относительной безопасности в трудный и ответственный период жизни, связанный с оставлением потомства.

Половой отбор — не самостоятельный фактор эволюции, а всего лишь частный случай внутривидового естественного отбора.

10.9. Индивидуальный и групповой отбор

Естественный отбор подразделяется на индивидуальный и групповой. *Индивидуальный отбор сводится к дифференциальному размножению отдельных особей*, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяций. Индивидуальный отбор основан на соревновании особей внутри популяций.

Естественный отбор, «перерабатывая» незначительные наследственные различия особей и «складывая» их в определенном направлении, способствует постепенному отклонению потомков от предков. Любые признаки и свойства видов и более крупных таксонов формируются в процессе отбора особей на основе оценки их индивидуальных различий. На этом постоянном фоне индивидуального отбора в природе и осуществляется *групповой отбор — преимущественное размножение особей какой-либо группы*.

При групповом отборе в эволюции могут закрепляться признаки, благоприятные для группы, но не всегда благоприятные для особей. В групповом отборе группы особей соревнуются друг с другом в создании и поддержании целостности надорганизменных систем.

Родственные особи обладают большим сходством генотипов, чем неродственные.

Поэтому если какой-либо признак у части родственных особей будет содействовать выживанию близких, то такой признак может закрепиться в эволюции даже при условии его отрицательного влияния на непосредственного носителя. Например, особь, предупреждающая криком о появлении хищника своих родичей, чаще всего оказывается жертвой нападающего. Однако все остальные особи этой группы будут спасены, а поскольку альтруистический признак характерен хотя бы и для некоторых из них тоже, этот признак будет распространяться естественным отбором (*отбором сородичей*). Предполагается, что именно групповым отбором закреплены в эволюции свойства, связанные с регуляцией численности популяции. Групповой отбор может привести к вытеснению одной из конкурирующих групп и тем самым к уменьшению группового разнообразия либо к возникновению новых различий между формами и тем самым к понижению давления отбора. Наблюдения показали, что виды антилоп африканских саванн поедают разные части травянистых растений (одни едят только мягкие верхушки трав с цветками, другие — только сухие соломинки трав, третьи — колючие листья и т. п.). Такое положение — результат группового межвидового отбора, способствующего увеличению «суммы жизни» на единице площади.

Во всех без исключения случаях групповой отбор основан на внутривидовом естественном отборе. Это и понятно, так как конкуренция видов в процессе эволюции осуществляется через конкуренцию их индивидов. Возникновение эволюционных новшеств происходит только при индивидуальном отборе, а групповой отбор выбирает уже из готовых приспособлений, возникших на внутривидовом уровне. Промежуточное положение занимает групповой внутривидовой отбор — отбор разных семей, популяций, групп популяций.

10.10. Отбор у агамных форм

Теория естественного отбора обоснована и развита на материале половых, перекрестноразмножающихся организмов, которые образуют популяции и виды в описанном выше качестве. Однако многие положе-

ния теории естественного отбора приложимы и к агамным формам. И у таких организмов могут отбираться отдельные генотипы, потомство которых изменит облик исходной популяции. В этом случае, похоже, граница между индивидуальным и групповым отбором оказывается нечеткой, поскольку отбор группы особей с совершенно одинаковым генотипом не будет отличаться по эволюционным последствиям от выживания одной-единственной особи из такой группы.

Эффективность отбора в агамных группах может быть исключительно высока, поскольку любая мутантная особь может стать родоначальником новой популяции и вида. Напомним, однако, что понятие популяции и вида у прокариотных и агамных форм несколько отличается от такового у растений, грибов и животных (см. § 12.4).

10.11. Творческая роль естественного отбора

Оппоненты теории естественного отбора иногда говорят о тавтологичности этой концепции: «выживают наиболее приспособленные, так как они наилучше приспособлены», отбор «выскакивает» в популяциях уже приспособленных и их-то и оставляет для размножения, т. е. играет роль механического сита. Такая постановка вопроса искажает механизм действия отбора. На самом деле признаки (адаптации) никогда не появляются в готовом виде. Естественный отбор ответствен за суммирование мелких отклонений. Согласно такому мнению, отбор не создает, а лишь «сортирует» имеющиеся в популяциях изменения. Подобные суждения об отборе основаны на учете лишь элиминирующей его функции.

Определение отбора как дифференциального размножения особей с разными генотипами тесно связано с признанием его *творческой роли*. Один и тот же материал (наследственная изменчивость) в зависимости от условий и направления отбора может привести к различным адаптациям. В этом отношении действие отбора по праву сравнивают с деятельностью скульптора. Как он из бесформенной глыбы гранита создает чудесные творения, «лишь» отсекая ненуж-

ное, так и отбор, складывая бесчисленные изменения, создает приспособления и виды, устраняя от размножения «лишь» менее удачные особи. Аналогия со скульптором, конечно, неполная: у человека-творца всегда есть план будущего творения, и, отсекая те или иные куски от глыбы гранита, он идет к осуществлению цели. У отбора такой цели нет, направленность в действии отбора возникает стихийно. Но у отбора есть практически неограниченное время действия (миллионы и миллиарды лет) и огромное разнообразие материала для работы.

Предположим, что из большой выборки вырезанных букв алфавита, представленных в равном числе, предстоит сложить слово «кот». Для этого можно извлечь буквы по 2 и 3 и практически никогда не получить нужного сочетания. Но если из множества вынутых букв вернуть в ящик К, О и Т (со временем в ящике останутся только эти буквы), то это повысит вероятность получения нужного сочетания букв. Изменим еще одно условие: некоторые из вынутых букв вернем в ящик попарно (КО, КТ, ОТ), а другие оставим одиночными. Такие комбинации из двух букв легко могут быть дополнены третьей недостающей буквой и приведут к получению слова «кот». Хотя мы и не создали букв, но добились их смыслового сочетания. Точно так же и признаки (приспособления) могут «складываться» под влиянием отбора в результате сочетания разных генов. К этому следует добавить, что каждый ген отбирается и накапливается не сам по себе, а в системе с другими генами в целомном генотипе, как буквы в словах и слова в предложениях.

Отбор формирует признаки и свойства путем интегрирования отдельных случайных уклонений с незначительной адаптивной ценностью.

10.12. Сходство и различие в действии естественного и искусственного отбора

Подобно тому как селекционер, отбирая особей с незначительными полезными уклонениями в поколениях, создает породы и сорта, так и естественный отбор ведет к образованию видов в природе. Скорость рабо-

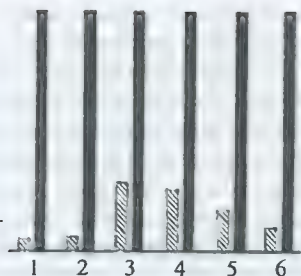


Рис. 10.10. Увеличение выработки антибиотиков в результате естественного отбора микроорганизмов (по С.М. Гершензону, 1991):

1 — пенициллина в 24 раза; 2 — стрептомицина в 17 раз; 3 — хлортетрациклина в 4 раза; 4 — эритромицина в 4 раза; 5 — альбомуцина в 6 раз; 6 — олеандомицина в 10 раз. Микроорганизмы, вырабатывающие такие количества антибиотиков, не могут самостоятельно существовать в природе и их популяции специально поддерживаются в искусственных условиях. Заштрихованные столбики — выработка антибиотиков до отбора

ты селекционера сравнительно высока, но у естественного отбора есть то, чем селекционер не располагает, — практически неограниченное время действия.

Несмотря на сходство в действии, естественный и искусственный отбор различаются и по результатам. Искусственный отбор часто ведет к накоплению признаков, не приносящих пользу для их обладателя (большинство видов домашних животных и культурных растений не могут существовать

поэтому без постоянной поддержки человеком в результате резко пониженной жизне-способности в природных условиях) (рис. 10.10). Естественный отбор никогда не ведет к закреплению признаков, вредных для вида.

Другое различие между искусственным и естественным отбором заключается в том, что естественный отбор не предопределен, не направлен заранее к какой-то цели, как искусственный. Для естественного отбора направление на каждом из этапов эволюции определяется сложной констелляцией внешних и внутренних условий существования, успехом в борьбе за существование.

В настоящее время, когда антропогенное воздействие на природу достигло широких масштабов, искусственный и естественный отбор порой совместно действуют не только на культурные формы, но и на виды в природе. В Англии, например, вокруг старых заброшенных медных рудников произошел отбор растений на выживание в условиях повышенного содержания в почве солей тяжелых металлов. Именно в результате отбора на отсутствие боязни человека и способности перейти на несколько иной, чем в дикой природе, тип питания в 60-е гг. XX в. возникла колония из 700 семей диких барсуков, живущих ныне на территории Большого Копенгагена. В обоих случаях трудно разделить действие естественного и бессознательного искусственного отбора.

Признание за естественным отбором ведущей роли в эволюции не принижает значения остальных факторов эволюционного процесса. Все элементарные эволюционные факторы взаимосвязаны под контролем отбора, все они воздействуют на элементарный эволюционный материал, изменяя элементарную эволюционную единицу.

Теория естественного отбора была и остается одним из основных теоретических обобщений биологии, она объясняет механизм эволюции. Концепция естественного отбора сохраняет свое фундаментальное значение в биологии, несмотря на непрерывные попытки ее ограничения или даже отрицания (см. гл. 3).

При оценке роли естественного отбора как направляющего фактора эволюции проходили острые дискуссии, продолжающиеся и в наши дни (см. гл. 20). Однако теория естественного отбора до сих пор выдержала все испытания, связанные с анализом все возрастающего фактического материала в разных областях биологии. В то же время, как показано в последующих главах, она не завершена и нуждается в дальнейшем развитии.

Возникновение адаптаций — результат действия естественного отбора

Все закрепляющиеся в ходе эволюции особенности представляют собой те или иные адаптации (от лат. *adaptatio* — приспособление). Это в равной степени относится к морфологическим особенностям отдельных особей, образованию новых популяций и видов, изменению биогеоценозов. Возникновение приспособленности к среде — основной результат эволюции. Поэтому эволюцию можно рассматривать как процесс возникновения адаптаций — адаптогенез.

Адаптация — это возникновение и развитие конкретных морфофизиологических свойств, значение которых зависит от тех или иных условий среды, т. е. адаптация — это всегда приспособление к «чему-то» и это «что-то» в широком смысле — среда обитания.

11.1. Примеры адаптаций

Факты, свидетельствующие о приспособленности живых организмов, столь многочисленны, что не представляется возможным дать сколько-нибудь полное их описание. Приведем лишь некоторые яркие примеры, характеризующие адаптивность живой природы на разных уровнях ее организации.

Средства пассивной защиты. К средствам пассивной защиты относятся такие структуры и особенности, которые лишь своим присутствием определяют большую вероятность сохранения жизни особи в борьбе за существование.

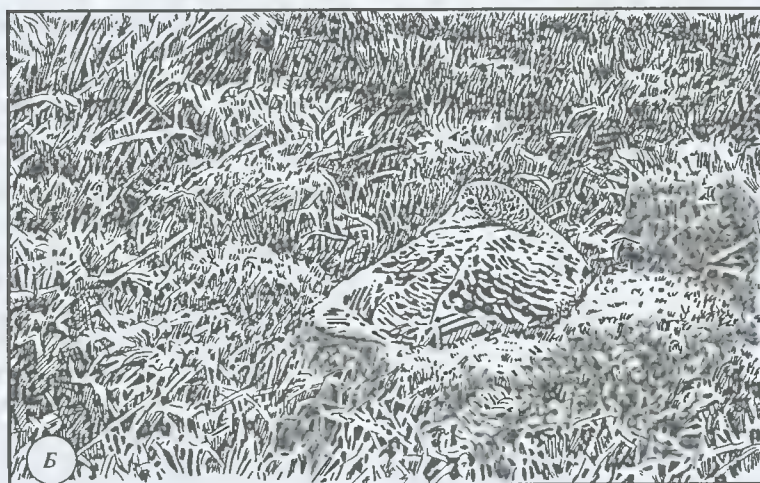
У животных часто развиваются твердые покровы — своеобразные защитные образования типа панцирей. Хитиновый покров членистоногих, достигающий у жуков и ряда ракообразных исключительной твердости; прочные раковины моллюсков; костный покров рептилий, формирующий настоящие

панцири у черепах, — лишь некоторые примеры такого рода. Богатые кремнеземом оболочки клеток развиваются у многих злаков, кристаллы щавелевокислого кальция встречаются внутри клеток некоторых растений; и те и другие образования служат хорошей защитой.

У многих растений и животных развиваются защитные образования в виде игл и колючек: у растений (кактусы, шиповник, боярышник и др.) такие образования служат эффективной защитой от поедания травоядными животными, у животных (ежи, дикобразы и др.) — защитой от хищников. Эту же роль выполняют волоски на поверхности листьев и стеблей, например у крапивы, борщевика, дубровника, шалфея и др. Волоски нередко содержат органические кислоты, алкалоиды и другие сильно действующие вещества, которые вызывают воспалительные процессы либо в пищеварительном тракте у животных (при поедании), либо в кожных покровах при прикосновении (стрекательные клетки крапивы).

Приспособительная окраска — одно из важных пассивных средств защиты организмов (рис. 11.1). Не рассматривая подробно все многообразие форм приспособительной окраски, приведем примеры *покровительственной* и *предостерегающей* окраски и *мимикрии* — подражательной окраски и соответствующего поведения.

Покровительственная окраска часто особенно важна для защиты организма на ранних этапах онтогенеза — яиц, личинок, птенцов и т. д. Так, яйца у птиц, открыто гнездящихся в траве или на земле, всегда имеют пигментированную скорлупу, соответствующую по цвету окружающему фону. У крупных птиц, хищников, а также у видов, чьи яйца находятся в закрытых гнездах или закапываются в почву (как у рептилий), покровительственная окраска не развивается.



Р и с. 11.1. Гнездо и яйца (А, *Vanellus vanellus*) чибиса и гага (Б, *Somateria mollissima*) на гнезде (из Х. Котта, 1950).

Благодаря покровительственной окраске и яйца и птица малозаметны

Велика роль покровительственной окраски в сезонно меняющихся условиях. Например, многие животные средних и высоких широт зимой бывают белой окраски, что делает их незаметными на снегу (песец, заяц, горностай, белая куропатка и т. д.). У ряда животных наблюдается быстрое (в течение нескольких минут) приспособительное изменение окраски тела, что достигается перераспределением пигментов в хроматофорах кожи или других покровов тела у камбалы (*Pleuronectes platessa*), агамовой

ящерицы (*Calotes versicolor*), хамелеона (*Chamaeleo chamaeleon*) и других животных.

Интересной разновидностью *криптической* (скрывающей) окраски является *расчленяющая* окраска, связанная с чередованием на теле темных и светлых пятен. Например, зебры (*Equus grevyi*, *E. bohme*, *E. zebra*) и тигр (*Panthera tigris*) плохо видны на расстоянии 50—70 м даже на открытой местности из-за совпадения полос на теле с чередованием тени и света в окру-

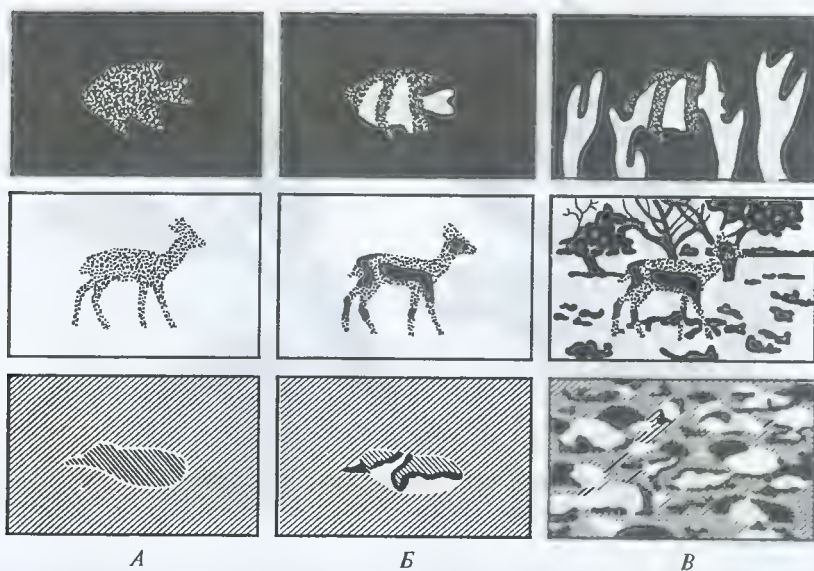


Рис. 11.2. Схема действия расчлняющей окраски: А — сплошная окраска, Б — расчлняющая; В — животное с расчлняющей окраской на соответствующем фоне малозаметно (из Х. Котта, 1950)

жающей местности. Расчлняющая окраска нарушает впечатление о контурах тела. При этом не только контур животного сливается с окружающим фоном (рис. 11.2), но и затрудняется определение очертания жизненно важных органов, например глаз у позвоночных животных. У многих неродственных животных наблюдается одинаковая маскировка глаза темными пятнами и полосами (рис. 11.3).

Эффект любой формы покровительственной окраски повышается при сочетании ее с соответствующим поведением. Например, выпь (*Botaurus stellaris*) гнездится в камышах. В минуты опасности она вытягивает шею и поднимает вверх голову. В такой позе выпь трудно заметить даже на расстоянии в несколько метров. В момент опасности многие насекомые, рыбы, амфибии, птицы замирают, принимая позу покоя. Это в большей мере характерно для животных, не обладающих средствами активной защиты от врагов (рис. 11.4). Успех сочетания криптической окраски с позой покоя продемонстрирован в опытах с насекомыми богомолами (см. гл. 10): преимущественно истреблялись те особи, у которых покровительственная окраска не сочеталась с позой покоя.

Предостерегающая окраска. Очень яркая окраска обычно бывает характерна для хорошо защищенных, ядовитых, обжигаю-

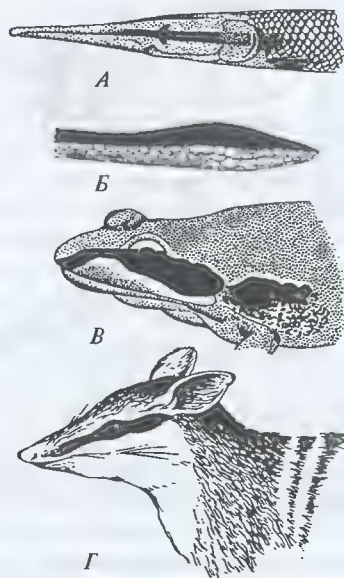


Рис. 11.3. Маскировка глаза темной полосой у некоторых позвоночных: А — рыба, Б — змея, В — лягушка, Г — сумчатый муравьед (из Х. Котта, 1950)



Рис. 11.4. Криптическая окраска, поведение и форма тела бражника (*Smerinthus ocellatus*). Окрашенная по принципу противотени гусеница (Б) в случае опасности замирает (А), становясь малозаметной (из Х. Котта, 1950)

щих, жалящих и т. п. форм. Яркая окраска заранее предупреждает хищника о несъедобности объекта их нападения. Биологическая роль такой окраски хорошо изучена в экспериментах. Индивидуальные «пробы и ошибки» в конце концов заставляют хищ-

ника отказаться от нападения на жертву с яркой окраской (рис. 11.5). Отбор способствовал не только выработке ядовитых секретов, но и сочетанию их с яркой (обычно красной, желтой, черной) окраской.

Формирование покровительственной окраски — результат взаимодействия элементарных факторов эволюции. Наследственные изменения особей по окраске тела или органов, вначале случайные по отношению к окраске фона, могут в некоторых условиях приносить успех в размножении. Даже частичное случайное совпадение окраски животных с цветом окружающих предметов повышает шансы особи в отношении оставления потомства.

Мимикрия. Интересные примеры адаптаций дает изучение подражания, мимикрии (от греч. *mimikos* — подражательный) животных и растений, определенным предметам неживой и живой природы. Нередко подражание выступает в виде простой *маскировки* — наличия не только защитной окраски, но и подражательного сходства с какими-либо предметами. Например, гусеницы пяденицы в позе покоя удивительно сходны с сухой веткой.

Мимикрия — сходство беззащитного и съедобного вида с одним или несколькими представителями генетически не родственных видов, хорошо защищенных от нападения хищников.

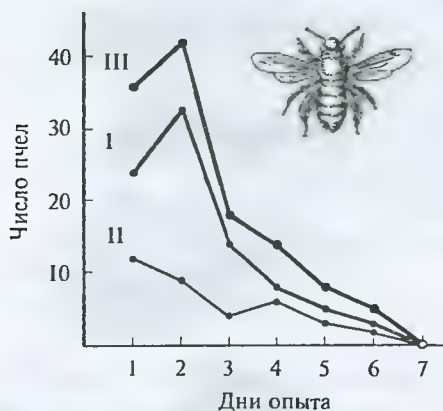


Рис. 11.5. Динамика поедания пчел 18 жабами (*Bufo bufo*) в двух экспериментах (рисунок по данным Х. Котта, 1950)

Перед началом каждого эксперимента животные неделю голодали. Между I и II экспериментами прошло две недели. III — суммарные данные по двум экспериментам. Видно, что к 7-му дню в каждом эксперименте жабы учились избегать поедания пчел. Это нежелание иметь дело с пчелами сохранялось у некоторых жаб на две недели

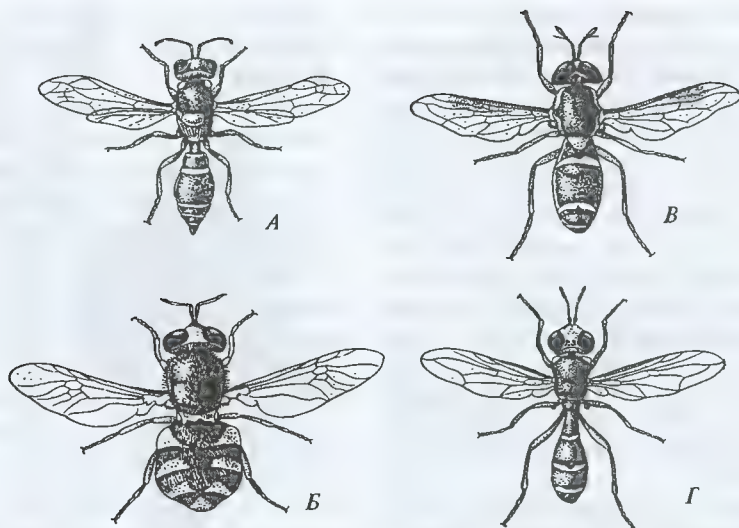


Рис. 11.6. Мимикрия мух, подражающих осам (бейтсовская мимикрия): А — хорошо защищенная оса-одинер (*Odynerus parietum*); Б — муха-львинка (*Stratiomys chamaeleon*), подражающая осам окраской брюшка и формой усов; В — муха-сирфида (*Chrysotoxum bicinctum*), подражающая осам окраской и частично формой тела; Г — муха-большоголовка (*Conops flavipes*) — совершенная копия внешнего вида некоторых ос (по А.С. Серебровскому, 1973)

При мимикрии различают *модель* (объект, которому подражают) и *имитатор* (подражатель). При *бейтсовской мимикрии* (Г. Бейтс, 1862) модель должна быть или несъедобной, или иметь какие-либо другие защитные свойства, включая предостерегающую окраску. Например, пестрые ярко окрашенные (*апосематическая окраска*) бабочки семейства геликонид неприятного запаха и поэтому несъедобны для большинства птиц. В тех же районах встречаются представители семейства белянок, которые не имеют неприятного запаха, но обладают окраской, сходной с таковой геликонид. Птицы принимают их за несъедобных геликонид и не трогают. Явление подражательного сходства у незатраченных форм с защищенными широко распространено не только среди тропических насекомых (рис. 11.6). Для этой формы мимикрии важно, чтобы численность имитатора была меньше численности модели. В противном случае мимикрия не приносит пользы для имитатора, так как хищник быстро обнаруживает подлог. Можно сравнить этот тип мимикрии с маленьким предприятием, подделывающим под рекламу какой-либо крупной фирмы.

Это общее правило иногда нарушается. Так, в подмосковных лесах численность имитаторов-мух может превышать численность моделей (ос и шмелей). Это несоответствие даже привело к критике описанного примера. Однако оказалось, что пример был правильный в принципе, число ос и шмелей превышает число мух (имитаторов) в первую половину лета, когда молодые слетки насекомоядных птиц обучаются различать съедобных и несъедобных насекомых. Когда же во второй половине наступает массовое размножение мух-имитаторов, птицы уже вполне «обучены» неудачной охотой на ос и шмелей.

При *мюллеровской мимикрии* (Ф. Мюллер, 1865) возникает сходство между двумя (и более) несъедобными видами. Накопление опыта хищниками о несъедобности жертв происходит в каждом поколении путем «проб и ошибок». Если окраска двух несъедобных видов окажется в чем-то сходной, то такое сходство бывает полезным для обоих видов: хищник, не особенно различающий эти виды, будет скорее «выучиваться» избегать мимитических форм. Например, среди бабочек *Danaidae*, *Neotropidae*, *Heliconidae*, *Acraeinae*, встречающихся со-

вместно в некоторых местах Южной Америки, наблюдается взаимное подражание. Такие *кольца мимикрии* играют важную роль в выживании каждого из входящих в них видов. До выработки условных рефлексов о несъедобности бабочек каждого из указанных семейств так или иначе происходит истребление какого-то количества особей всех видов. Однако при наличии мимикрии каждый из видов подвергается меньшему истреблению. При мюллеровской мимикрии сходство между видами может быть выражено не так ярко, как при бейтсовской. Мюллеровскую мимикрию можно сравнить с двумя (или более) предприятиями, которые для экономии средств пользуются общей рекламой.

В последние годы вскрыто немало интересных примеров мимикрии. Один из них — пример мюллеровской мимикрии у рыб. Морская собачка (*Meiaeanthus nigrolineatus*) на ранних стадиях развития выглядит как молодь рыб-кардиналов из семейства *Apogonidae*, единственный способ защиты которых — образование стаи. На ранних стадиях окраска молоди у морской собачки близка к окраске кардиналов: темные полосы на светлом фоне по бокам тела и темное пятно с яркой окантовкой у основания хвостового плавника. У взрослых особей собачки окраска серо-голубая и монотонная. Взрослые собачки очень ядовиты, тогда как молодь слабо ядовита. Молодь собачки спасается только в стаях кардиналов, а взрослые формы образуют собственные стаи.

Эволюция явлений мимикрии связана с накоплением под контролем естественного отбора мелких удачных мутаций у съедобных видов, которые в конце концов способствовали усилению конвергентного сходства с несъедобным видом в условиях совместного их обитания при бейтсовской мимикрии и сходно направленному давлению отбора в случае мюллеровской мимикрии.

Сложные адаптации. В развитии эволюционного учения особое значение имело материалистическое объяснение возникновения некоторых чрезвычайно сложных адаптаций путем накопления мелких наследственных уклонений. Среди таких адаптаций ниже рассматриваются способность к насекомоядности у растений, развитие глаза

как органа зрения, возникновение взаимных приспособлений у насекомых и цветковых растений.

Насекомоядность и способность к движению у растений. Хищничество для таких автотрофных организмов, как растения, является исключением, но тем не менее даже среди цветковых встречаются сотни видов насекомоядных растений.

Росняка (*Drosera rotundifolia*) имеет ряд совершенных и эффективных приспособлений для ловли и переваривания насекомых. Листья у нее покрыты чувствительными волосками, у основания которых расположены секреторные клетки, выделяющие липкую и ароматную жидкость. Стоит насекомому сесть на листовую поверхность, как оно прилипает. Пытаясь вырваться, насекомое бьется, вызывает раздражение чувствительных волосков: раздражение передается по пластинке и вызывает ее свертывание (рис. 11.7). Вслед за этим шаровидные кончики волосков на верхней стороне пластинки выделяют жидкость, богатую ферментом пепсином, под влиянием которого насекомое переваривается и растворенные вещества всасываются листовой пластинкой, затем листовая пластинка расправляется и готова вновь схватить насекомых.

У других насекомоядных растений для ловли насекомых есть специальные органы — «кувшины» и «капканы». Так, венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) ловит мух движением половинок листа. При этом зазубренные концы правой и левой половинок пластинки заходят друг за друга, образуя своеобразный капкан.

Развитие насекомоядности у растений первоначально было связано с поглощением продуктов распада мертвых организмов, случайно попавших на поверхность какого-либо органа. Разложение мертвых организмов могло происходить под влиянием бактерий или гидролитических ферментов растения. В дальнейшем эти возможности растений были не только усилены, но и дополнены ловлей живых насекомых, привлекаемых ароматом выделений или окраской растения. Отбор на насекомоядность у растений был связан с развитием и усовершенствованием способов ловли насекомых, т. е. усовершенствованием ловчего аппарата и ферментов.

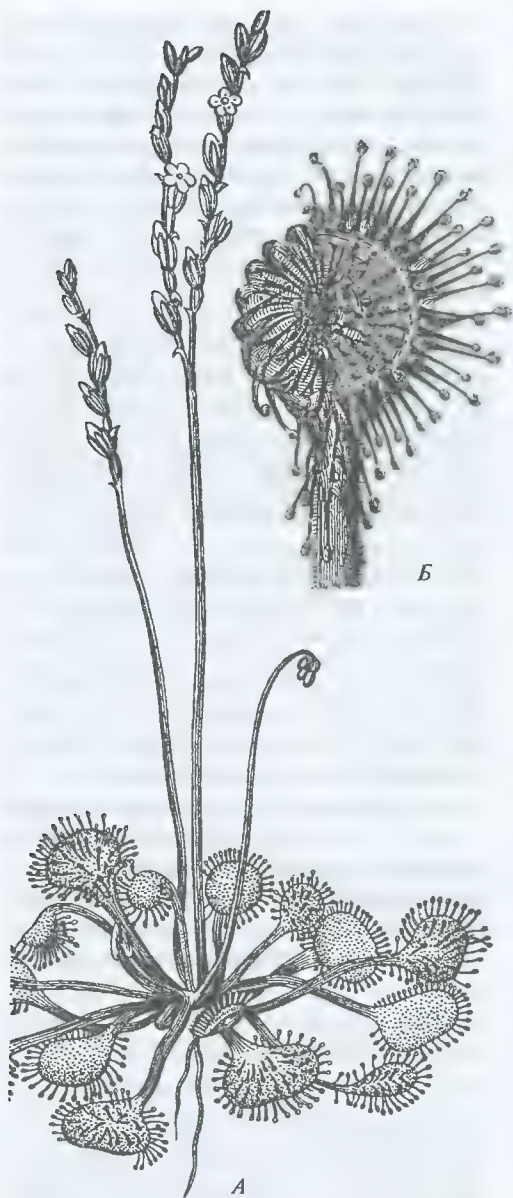


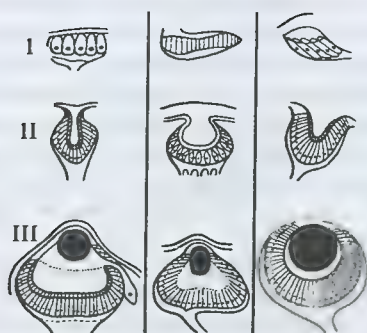
Рис. 11.7. Пример насекомоядного растения — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*). А — общий вид растения и Б — ловчий лист, на который был положен небольшой кусочек мяса (ориг. рис. Ч. Дарвина)

Исследования показывают, что ферментативные системы, обеспечивающие переваривание животной пищи растениями, подвергаются типичным мутационным изменениям. На этой основе и должен был дейст-

вовать естественный отбор, в определенных условиях приведший к возникновению и развитию насекомоядности. Несомненно, ловчий аппарат первых насекомоядных в далеком прошлом был примитивным, совершенство и разнообразие ловчих органов растений возникло позже — в процессе естественного отбора более удачных вариантов.

Не менее интересны приспособления растений к разнообразным движениям (тропизмы, лазание и т. п.), впервые с эволюционных позиций проанализированные в специальных работах Ч. Дарвина. Интерес Ч. Дарвина к этому вопросу не случаен. Его критики полагали, что принципом отбора нельзя объяснить, в частности, своеобразные особенности лазающих растений. Подробно рассмотрев формы движения растений, Дарвин пришел к выводу, что способность к движениям, присущая многим растениям, у части видов в ходе эволюции была усилена, если подхватывалась естественным отбором. Предпосылки для этого в виде широкой изменчивости гормонов, определяющих темпы ростовых процессов, существуют внутри каждого вида растений (такие мутации получены и экспериментально). Каждое растение обладает способностью к ростовым движениям в той или иной степени. Эта способность может быть усилена в результате естественного отбора мутаций, связанных с морфологическими, биохимическими и физиологическими признаками.

Строение органа зрения. 140 лет назад возник спор: можно ли объяснить возникновение такого сложного органа, как глаз, накоплением мелких случайных уклонений? Находятся и сегодня биологи, которые заявляют: «Достаточен один вид глаза, чтобы понять невероятность его развития с помощью естественного отбора». Анализ этого возражения против теории естественного отбора был в наиболее полном виде сделан еще самим Ч. Дарвином, рассматривавшим критику его взглядов Ст. Майвартом. Анализируя возражения Майварта, Ч. Дарвин показал, что глаз как орган зрения возник не сразу, его развитие проходило путем постепенного усовершенствования (рис. 11.8). У части одноклеточных организмов нет восприятия света, у других — на



Р и с. 11.8. Последовательные стадии усложнения глаза у кольчатых червей (I), членистоногих (II) и моллюсков (III). Развитие органа зрения от группы светочувствительных клеток до совершенных структур, концентрирующих свет и фокусирующих изображение, в ходе эволюции происходило в разных группах животных (по В.Н. Беклемишеву, 1952)

переднем конце тела появляется светочувствительное пятно, насыщенное пигментом.

Эволюция многоклеточной организации связана с усложнением аппарата восприятия света. Так, уже у планарий (плоские черви) появляются примитивные «глазки» — чашевидные углубления, заполненные пигментом родопсином.

У более высоко организованных существ строение глаза усложняется. У членистоногих появляются глаза фасеточного типа. Отдельно взятая фасетка, хотя и снабжена группой светочувствительных клеток и неподвижной линзой, — неэффективный орган зрения. Разрешающая способность фасеточного глаза усилена путем увеличения числа фасеток в сотни и тысячи раз. Фасеточные глаза в целом дают мозаичное изображение предметов по их мельчайшим движениям, но без конкретизации деталей.

По иному пути пошла эволюция органа зрения в группах, где происходило образование глазного пузыря с жидкостью и подвижного хрусталика — линзы. Эти изменения способствовали собиранию лучей позади линзы и тем самым повышению чувствительности глаза к свету. Разрешающая способность глаза еще более усилилась с образованием в нем сетчатки — группы светочувствительных клеток. Такие глаза характерны для головоногих моллюсков (кальмаров и осьминогов).

Дальнейшая эволюция привела к еще большему увеличению возможности восприятия глазом световых импульсов. Этому способствовали увеличение кривизны хрусталика, возникновение соответствия между главным фокусным расстоянием и расстоянием от хрусталика до сетчатки, развитие зрачка, глазной мускулатуры, светочувствительных клеток типа колбочек и палочек и т. д.

Выше были описаны этапы филогенетического развития органов зрения. Данные современной генетики показывают, что все без исключения изученные в этом отношении признаки и свойства органов зрения оказываются подверженными мутационной изменчивости (описано, например, несколько десятков мутаций глаз у дрозофил). Доказательством развития глаз под влиянием естественного отбора служат упрощение его строения и даже редукция (у пещерных животных — троглобионтов, у обитателей мутных потоков и др.). В этих случаях происходит быстрое накопление дезинтегрирующих мутаций, приводящих к разрушению органа зрения (прежде они устранялись стабилизирующей формой отбора).

Физиологические адаптации. Многочисленны примеры физиологических (функциональных) адаптаций. Например, для растений известен комплекс физиолого-биохимических мутаций, приведших к выработке приспособлений, которые связаны с устранением недостатка кислорода: использование кислорода фотосинтеза, нитратов и органических кислот как дыхательного материала, переключение путей метаболизма и т. д. Разнообразны и физиологические механизмы приспособления растений и животных к недостатку воды или неблагоприятным температурам. Отбор во всех этих случаях способствовал выживанию и преимущественному размножению индивидуумов — носителей благоприятных мутаций в соответствующих условиях.

Процессы фотосинтеза представляют пример закрепления в эволюции комплекса сложных приспособлений на структурном и биохимическом уровнях. В этом комплексе выделяются следующие этапы: синтез одного органического вещества за счет другого, смена использования состава веществ в ка-

честве доноров электронов для восстановления CO_2 (фотоорганотрофия: донор — органическое вещество, фотолитотрофия: донор — неорганическое вещество, фотогидротрофия: донор — вода). Соответственно в этом ряду выделяются следующие группы организмов: гетеротрофы — облигатные гетеротрофы — факультативные фотогетеротрофы — облигатные фотогетеротрофы — облигатные фотоавтотрофы — фоторедукторы — фотосинтетики.

Любой из перечисленных этапов метаболизма состоит из сложного комплекса реакций, каждая из которых подвержена мутационным изменениям (многие такие мутации хорошо изучены: так, по синтезу хлорофилла описано ныне более 200 только ядерных мутаций).

Общим для адаптаций в живой природе является механизм возникновения: *во всех случаях достаточно подробного анализа оказывалось, что приспособление возникает не сразу в готовом виде, а длительно формируется в процессе эволюции.* Это не оставляет сомнения в том, что приспособления любого масштаба всегда возникают в природе в процессе естественного отбора в пределах вида.

После описания примеров адаптаций сформулируем определение понятия «адаптация» и покажем механизм возникновения адаптаций.

11.2. Механизм возникновения адаптаций

В широком смысле слова под адаптацией понимается гармония организмов (в том числе и популяций, видов) со средой обитания. В узком смысле под адаптацией понимают специальные свойства, способные обеспечить выживание и размножение организмов в конкретной среде. Из этого ясно, что адаптации являются *относительными*: адаптация к одним факторам среды не обязательно останется таковой в других условиях.

Для возникновения адаптации необходимо наличие элементарного эволюционного материала — наследственной изменчи-

вости — и элементарных эволюционных факторов, прежде всего отбора. Появление в популяции и биогеоценозе нового удачного фенотипа или особей — носителей удачных мутаций — еще нельзя рассматривать как адаптацию. *Появление селективно ценного генотипа является элементарным адаптационным явлением.* Так же как появление элементарного эволюционного явления — изменения генотипического состава популяции — еще не есть эволюционный процесс, так и появление элементарного адаптивного явления еще не означает возникновения адаптации. Об адаптации можно говорить лишь после возникновения специализированного признака у популяции (вида) к элементам среды. Достигается это при «подхвате» отбором элементарного адаптационного явления и стойком изменении генотипического состава популяции. В этом случае конкретные полезные отклонения отдельных особей превращаются в норму для популяции в целом.

При формировании адаптаций происходит превращение *случайного* (элементарного адаптационного явления) в *необходимое* для популяции и вида формирование признаков и свойств. Случайные наследственные изменения в ходе эволюции направленно (и творчески) перерабатываются отбором для создания адаптаций (см. гл. 10).

Это положение Ч. Дарвин подтвердил на многих примерах: формировании яркой окраски цветков у насекомоопыляемых растений, удлинении шеи жирафы, формировании млечных желез млекопитающих и т. д. Так, говоря о возникновении сходства насекомого с каким-либо предметом, он писал: *«Если принять, что на долю одного из насекомых выпало некоторое сходство с сухим сучком или опавшим листом и что насекомые изменяются в разных направлениях, то, конечно, все те изменения, которые делают его более похожим на такой предмет и благоприятствуют его сокрытию, будут сохраняться, тогда как другие изменения... совсем исчезнут».* Первоначальное приобретение насекомым случайного сходства с каким-либо неживым предметом вовсе *«нельзя считать невероятным, прини-*

мая во внимание почти бесконечное количество окружающих предметов и разницу в форме и окраске существующих насекомых¹». Приспособления не возникают в готовом виде, а складываются в процессе многоступенчатого отбора удачных вариантов из множества изменившихся особей в чреде поколений.

В эволюционном смысле понятие «адаптация» должно относиться не столько к отдельной особи, сколько к популяции и виду. Изменения же в пределах отдельной особи в ответ на те или иные изменения окружающей среды происходят в пределах унаследованной каждой особью нормы реакции. Это и изменения ориентации хлоропластов в клетке под влиянием света, и изменения интенсивности транспирации и дыхания растений в течение суток, и т. п. С эволюционной точки зрения адаптацией во всех этих случаях будет способность организмов данного вида меняться в соответствии с действием внешнего фактора, т. е. норма реакций данного признака или свойства. Конкретные же адаптивные проявления реакций в процессе отдельного онтогенеза иногда называются *акклимациями*, а групповые изменения в пределах нормы реакций вида, сходные у групп особей, — *модификациями*.

11.3. Классификация адаптаций

С эволюционной точки зрения важно не простое описание множества различных адаптаций, а классификация их по происхождению, принадлежности к разным аспектам среды, масштабу.

Пути происхождения адаптаций. По происхождению различают *преадаптивные*, *комбинативные* и *постадаптивные* адаптации. В случае преадаптации потенциальные адаптационные явления возникают, опережая существующие условия. Мутационный процесс и скрещивания приводят к накоплению в популяциях скрытого (мобилизационного) резерва наследственной изменчивости. Часть его в будущем может

быть использована для создания новых приспособлений (С.М. Гершензон).

Один из примеров превращения ранее существовавших в скрытом виде в генофонде отдельных мутаций в адаптацию был описан выше применительно к явлению индустриального меланизма (см. гл. 10).

При *преадаптивном* пути возникновения адаптаций нередко с успехом используются прежние особенности организма, возникшие в иных условиях. При этом некоторые сложные приспособления могут возникать, как бы «опережая» условия, при которых эти особенности окажутся адаптациями. Например, наличие швов в черепе млекопитающих облегчает роды, хотя их возникновение не было связано с живорождением.

При возникновении адаптаций *комбинативным* путем существенно взаимодействие новых мутаций друг с другом и с генотипом в целом. Эффект мутаций зависит от той генотипической среды, в состав которой в будущем они войдут. Скрещивание особей дает разнообразное сочетание мутантного аллеля с другими аллелями того же и других генов. Это приводит к изменению эффекта проявления мутации путем взаимодействия генов. При этом может быть или усиление (*комплиментация*), или подавление (*эпистаз*) его выражения в фенотипе; кроме того, обычно мутантный аллель под действием многих генов проявляется градуированно (полимерия). Во всех случаях создается реальная возможность для быстрой смены одних адаптаций другими. Комбинативный путь формирования адаптаций, видимо, наиболее распространенный в природе.

Постадаптивный путь возникновения адаптаций связан с редукцией ранее развитого признака и переводом определяющих его реализацию генов в рецессивное состояние (или использованием ранее существующего органа в других целях — не тех, что определили его появление посредством соответствующего давления отбора). При переводе генов, влияющих на развитие редуцируемых органов, в рецессивное состояние (что весьма вероятно) они включаются в скрытый резерв наследственной из-

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. III. М.—Л., 1939. С. 438.

менчивости. Эти гены сохраняются в генофонде популяций и время от времени могут проявляться фенотипически (например, атаксии, см. гл. 6). В случае установления отбором положительной связи между такими генами и новыми условиями среды они могут дать начало развитию новых признаков и свойств.

При *постадаптивном* пути новые адаптации возникают посредством использования ранее существовавших структур в случае смены их функций (см. гл. 16). Так, висцеральный скелет у предков позвоночных состоял из жаберных дуг, представленных нерасчлененными кольцами и охватывавших передний конец пищеварительной трубки. Они служили как бы распоркой для пищеварительной трубки, препятствуя ее спадению. Однако в ходе дальнейшей эволюции с усилением функции дыхания жаберные дуги становятся частью системы нагнетания жидкости. В дальнейшей эволюции жаберные дуги принимают на себя функции хватания и превращаются в челюсти.

При классификации адаптаций с нескольких позиций любая адаптация, рассмотренная одновременно в свете различных подходов, характеризуется достаточно определенно и четко (табл. 11.1).

Получение такой четкой и определенной характеристики адаптации может показаться имеющим сугубо теоретическое значение. Но, как мы неоднократно подчеркивали, эволюционная теория в обозримом будущем должна стать основой сознательного существования человечества в биосфере, основой направленной переделки и учета возможных последствий вторжения человека в планетарные процессы. И при этом проблема возникновения, формирования, трансформации адаптации живых организмов приобретает неизмеримо большее значение, чем то, которое она сейчас имеет в «биологических» отраслях хозяйства (сельское хозяйство, микробиология, промышленное хозяйство и т. п.).

Адаптации в разных средах. По принадлежности к аспектам среды адаптации бывают различными. Любой результат естественного отбора связан с тем или иным изменением биотической среды, которая в соответствии с уровнями организации живого

(см. гл. 4) может быть подразделена на генотипическую, онтогенетическую, популяционно-видовую и биоценотическую. Подразделения среды отличаются и специфическими адаптациями.

Т а б л и ц а 11.1. Классификация адаптаций (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1969)

Принцип классификации	Группа адаптаций
По происхождению	Возникающие преадаптивным, комбинативным и постадаптивным путями
По принадлежности к разной среде	Генотипические (онтогенетические), популяционно-видовые, биоценотические
По эволюционному масштабу	Специализированные и общие
По характеру возникающих изменений	Упрощающие строение системы, усложняющие строение, сохраняющие строения систем и уровень сложности
По длительности сохранения в онтогенезе	Кратковременные, повторяющиеся и постоянные

Для *генотипической среды* характерны целостность генотипа особи и взаимодействие генов между собой. Целостность генотипа определяет особенности доминирования генов и развитие коадаптаций. На молекулярном уровне мы встречаем тонкую адаптивную организацию строения и взаимодействия молекул, обеспечивающих эффективное воспроизведение и самоконструирование биополимеров. Возникает вопрос: все ли особенности строения биополимеров оказываются адаптивными? С точки зрения генетического кодирования ясно, что не все, поскольку существует явление *вырожденности генетического кода* (см. далее гл. 20, раздел 1). Однако должны ли мы признать за явлениями на молекулярном уровне организации жизни только функции генетического кодирования? Не слишком ли мы мало знаем для того, чтобы уверенно говорить об отсутствии других функций у кодонов, скажем УЦУ и УЦЦ, кодирующих одну и ту же аминокислоту серин?

На *клеточном уровне* исследования мы обнаруживаем многочисленные органеллы со сложной структурой и множеством функций, определяющих слаженный метаболизм клетки и ее функционирование как целого.

Адаптации на уровне отдельной особи связаны с онтогенезом — упорядоченными во времени и пространстве процессами реализации наследственной информации, наследственным осуществлением морфогенеза. Здесь, как, впрочем, и на других уровнях, мы встречаем *коадаптации* — взаимные приспособления. Например, лопатка и тазовая кость подвижно сочленены с головкой плечевой и бедренной костей. Кости, подвижно прикрепленные друг к другу, имеют взаимные приспособления для обеспечения нормальной работы. В основе коадаптации лежат различные корреляции, которые и регулируют онтогенетические дифференцировки.

На онтогенетическом уровне разнообразны комплексные адаптации физиолого-биохимического характера. В условиях повышенной температуры и недостатка воды нормализация жизнедеятельности растений достигается накоплением в клетках осмотически активных веществ, закрытием устьиц. Повреждающее влияние солей на сильно засоленных почвах в некоторой степени может нейтрализоваться накоплением специфических белков, усилением синтеза органических кислот и т. д.

Популяционно-видовая среда проявляется во взаимодействии особей в пределах популяций и вида в целом. Популяционной среде соответствуют надорганизменные, популяционно-видовые адаптации. К популяционно-видовым адаптациям относятся, например, половой процесс, гетерозиготность, мобилизационный резерв наследственной изменчивости, определенная плотность популяций и т. д. Для обозначения ряда специальных внутривидовых адаптаций существует термин «конгруэнции» (С.А. Северцов). *Конгруэнции — взаимоприспособления особей, возникающие в результате внутривидовых отношений.* Они выражаются в соответствии строения и функций органов матери и дете-

ныша, аппаратов размножения самцов и самок, в наличии приспособлений для отыскания особей противоположного пола, системы сигнализации и разделения труда между особями в стадах, колониях, семьях и т. д.

Чрезвычайно разнообразны способы взаимодействия видов в биогеоценозах. Растения воздействуют друг на друга через изменения не только условий освещенности и влажности, но и выделяя специальные активные вещества, способствующие вытеснению одних и размножению других видов (*аллелопатия*).

Строго разграничить генотипические, онтогенетические, популяционные и биоценотические адаптации практически трудно. Адаптации, относящиеся к одной из сред, «срабатывают» и на других средах; все адаптации подчиняются *принципу мультифункциональности* (см. гл. 16). Это и понятно, так как разные эволюционные среды (генотипическая, популяционная и биогеоценотическая) тесно и неразрывно связаны между собой: особи существуют только в популяциях, популяции населяют конкретные ценозы. Видовой состав биоценоза, определяя характер межвидовых отношений, оказывает влияние и на генотипическую, и на популяционную среды. Действие естественного отбора на популяции приводит к изменению и в биоценотической среде, меняя характер межвидовых отношений.

Масштаб адаптаций. По масштабу адаптации делятся на *специализированные*, пригодные в узколокальных условиях жизни вида (например, строение языка у муравьедов в связи с питанием муравьями, приспособления хамелеона к древесному образу жизни и т. п.), и *общие*, пригодные в широком спектре условий среды и характерные для больших таксонов. К последней группе относятся, например, крупные изменения в кровеносной, дыхательной и нервной системах у позвоночных, механизмы фотосинтеза и аэробного дыхания, семенное размножение и редукция гаметофита у высших растений, обеспечивающие проникновение их в новые адаптивные зоны. Первоначально общие адаптации возникают как специализированные, они смогут выводить определенные виды на путь широкой *адап-*

тивной радиации, на путь арогенеза (см. гл. 15). Перспективные общие адаптации обычно затрагивают не одну, а многие системы органов.

Существуют и другие подходы к классификации адаптаций. Так, по характеру изменений адаптации бывают связаны с *усложнением* или *упрощением* морфофизиологической организации. Например, паразитизм обычно ведет к упрощению и редукции ряда органов. В то же время переход к активному образу жизни связан с развитием и дифференциацией ряда важных органов нападения и защиты. Адаптации, связанные с выработкой социального, общественного образа жизни у высших беспозвоночных и позвоночных, — более сложные приобретения, чем адаптации микроорганизмов и растений.

Подобно различиям по эволюционному масштабу, адаптации могут отличаться и по онтогенетическому масштабу (длительность сохранения в онтогенезе). Одни адаптации в онтогенезе имеют кратковременное значение, другие сохраняются и на более длительный срок. Одни ограничиваются зародышевыми стадиями развития (см. гл. 14), другие носят повторяющийся характер (сезонные изменения в окраске у животных и растений, различного рода модификаций и т. п.), третьи имеют постоянное значение в жизни особи (строение жизненно важных систем и органов). Изучение адаптаций, отличающихся по приуроченности к разным этапам онтогенеза, важно для понимания эволюции онтогенеза.

11.4. Относительный характер адаптаций

Совершенство всякого приспособления определяется внешней средой, поэтому *приспособление всегда относительно*. Приспособленное к одним условиям, к одному уровню организации, оно перестает быть таковым в других условиях, на других уровнях. Панцирь наземных черепах — надежная защита от многих врагов, но не эффективен против хищных птиц, которые поднимают черепах в воздух и сбрасывают на землю, разбивая панцирь.

В разных условиях степень совершенства конкретных приспособлений всегда ока-

зывается неодинаковой. В этом проявляется отсутствие «стремления» к совершенству, приписываемого природе некоторыми ранними эволюционными гипотезами. Приспособление в конкретных условиях всегда достигает лишь той степени, которая достаточно сравнительно с приспособлениями конкурирующих форм. Относительность приспособлений выступает не только в пространстве, но и во времени; последнее доказывается фактами вымирания многочисленных органических форм в прошлые эпохи развития биосферы Земли.

Теория эволюции показывает, что *вне приспособления в живой природе не существует никакой структуры*, никакой внутренней целесообразности в строении как отдельных организмов, так и целых видов. Видимость ее создается в результате смены миллионов поколений естественным отбором, непрерывно формирующим и поддерживающим самые разнообразные приспособления, начиная с субклеточного и до биогеоценотического уровня. Только потому, что условия, с которыми сегодня сталкивается организм, встречались в истории вида множество раз, в результате отбора оказалась выработанной та или иная приспособительная реакция. В противном случае целесообразность реакции исчезает (например, под влиянием сильных доз радиации, химических мутагенов и т. п.).

11.5. Методологическое значение решения проблемы органической целесообразности

Вопрос о соответствии живых организмов условиям их существования (гармония организма и среды — «органическая целесообразность») давно интересует философов и биологов. Аристотель, поставив вопрос «ради чего создан орган?», пытался ответить на него, опираясь на принцип «*causa finalis*» («конечной причины»); он усматривал наличие в природе некой «цели», которой подчиняются все проявления жизни. Такой *телеологический* (от греч. *telos* — цель, результат) подход к явлениям живой природы в додарвиновский, метафизический период развития биологии был господствующим. Натуралисты и на-

турфилософы разных эпох (Гарвей, Рей, Сваммердам, Боннэ, Линней и др.) посвящали исследования раскрытию результатов «конечной цели».

Телеология долго удерживала свои позиции в биологии и была тесно связана с *теологией* (от греч. *teos* — бог). Основная суть теологии сводилась к признанию целесообразности установленных порядков. Считалось, например, что кошки созданы для того, чтобы пожирать мышей, и мыши, чтобы быть пожираемыми кошками. Многие прогрессивные мыслители, будучи не в силах научно опровергнуть такое объяснение, стали на путь отрицания объективного характера целесообразности в живой природе (например, Ф. Вольтер, Г. Гейне).

В качестве иных, недарвиновских механизмов возникновения целесообразности в отечественной литературе конца 40-х — начала 50-х годов XX в. выдвигались гипотезы «адекватно приспособительного изменения», «прямого приспособления», «переделки природы путем ассимиляции условий». Гипотезы адекватного ответа организма на воздействие внешних условий давно известны в науке и идут от взглядов Ж. Ламарка. В качестве одной из предпосылок своей концепции эволюции Ламарк (1809) выдвигал принцип, позднее получивший название «наследования благоприобретаемых свойств». Некоторое распространение гипотезы «наследования благоприобретаемых свойств», возможно, объясняется кажущейся логической неизбежностью принятия ее для объяснения процес-

са органической эволюции. «Или существует наследование приобретенных признаков, или нет эволюции», — заявлял известный английский философ и натуралист конца XIX в. Г. Спенсер. Однако не «наследование приобретаемых свойств», а *приобретение наследственных свойств (мутационная изменчивость под контролем отбора)* необходимо и достаточно для объяснения адаптивного преобразования живых систем и возникновения биологической целесообразности.

Итак, современная теория эволюции в корне подрывает телеологическое мировоззрение, заменяя «конечную причину» («*causa finalis*» метафизики) причиной естественной, деятельной («*causa efficientis*»). Биологическая гармония (совершенство и приспособленность), обнаруживаемая в органическом мире, не привнесена свыше и не может быть поэтому доказательством существования высшего духа; она результат естественного материального процесса эволюционного развития.

Всякое, самое сложное и тонкое приспособление в живой природе возникает в процессе эволюции путем отбора и исторически развивается через устранение организмов — носителей неприспособленных вариантов в данных условиях существования. Приспособление — результат не «внутренней способности» организмов изменяться в соответствии с условиями среды, а процесса отбора, устраняющего неприспособленных.

Эволюционные изменения — будь то образование новых популяций и видов, появление или редукция органов, усложнение или упрощение организации — по существу лишь разные стороны развития адаптаций. Этим определяется место и значение проблемы адаптаций в эволюционном учении. Теория эволюции, объяснив формирование адаптаций естественноисторическим принципом отбора, лишила телеологию фундамента в биологии. Целесообразность живой природы складывается в результате исторического развития видов в определенных условиях, поэтому она всегда относительна и преходяща.

Вид — основной этап эволюционного процесса

Микроэволюционные процессы, протекающие в популяциях, могут приводить к возникновению новых видов — *центральному и важнейшему этапу эволюции живого на Земле*. С появлением нового вида исчезает возможность нивелировки, сглаживания различий, достигнутых в процессе микроэволюции отдельными популяциями и их группами. Прекращение нивелировок путем устранения скрещиваний определяет возможность возникновения того многообразия органических форм, которое наблюдается в природе.

12.1. История развития концепции вида

Аристотель употреблял термин «вид» для характеристики сходных животных. После появления работ Д. Рея (1686) и особенно К. Линнея (1751—1762) понятие о виде прочно закрепляется в биологии в качестве основного. «Без понятия вида вся биология превращалась в ничто», все ее отрасли нуждались в нем в качестве основы. Однако представление о виде как о качественно своеобразном и основном этапе эволюционного процесса возникло не сразу.

Факты устойчивости и постоянства видов в природе привели к господству идеи о неизменности и сотворении видов (*креационизм*, см. гл. 3). В борьбе с креационизмом развивался *трансформизм* (Ж. Бюффон). Ж. Ламарк, увлекшись идеей изменчивости видов, стал отрицать реальность вида вообще, сводя любую изменчивость в природе к видообразованию.

Ч. Дарвин, не отрицая реальности видов, развил представления об их неустойчивости и динамичности. Правильное представление, но не обоснованное достаточным знанием генетических процессов, текущих внутри вида, впоследствии вновь приводило некоторых исследователей к отрицанию реальности вида в природе.

В начале XX в. происходит ломка представлений о виде как о морфологически однородном единстве («типологическая» или «монотипическая» концепция вида). В изученных группах растений и животных основной единицей классификации стала географическая раса, считавшаяся далее неделимой. Вид стал рассматриваться как группа таких географических рас (или подвидов); в дополнение к биномиальной возникла триномиальная номенклатура: в латинское название стали входить название рода, вида и подвида (например, *Vulpes vulpes vulpes* — среднерусская лиса, *Vulpes v. stepensis* — степная лиса).

Следующими важными шагами в развитии представлений о виде было открытие сезонных, экологических или физиологических рас внутри, казалось бы, однородных подвидов. Но настоящий переворот во взглядах на вид произошел в связи с успехами генетики. Экспериментальными работами генетиков была выявлена *сложная генетическая структура вида*. На первых порах это привело некоторых исследователей к отрицанию реальности вида: традиционные «линнеевские» виды распадались на сотни и тысячи наследственно устойчивых мелких форм. Благодаря такому дроблению вид мягкой пшеницы, например, был разделен на несколько тысяч форм («жорданов» — «мелких константных видов»). Лишь в начале 30-х годов XX в. в основном благодаря работам генетиков школ Н.И. Вавилова в России и Дж. Клаузена в США проблема вида стала приближаться к решению. Вид оказался сложной генетической системой. Особи одного вида имеют общий генофонд и защищены от проникновения генов другого вида барьерами изоляции (*биологическая концепция вида*, Э. Майр, 1942). Вид может включать различные по образу жизни и строению формы (подвиды, группы популяций), и представители этих форм время от времени могут скрещиваться и давать плодовитое потомство. Такое пони-

мание вида способствовало развитию современной концепции политипического вида. Так в наше время соединились воедино, казалось бы, противоречивые точки зрения на вид как на основную структурную единицу органического мира и на вид как на сложную, многоликую и порой трудно устновимую в природе динамическую систему.

12.2. Формулировка понятия «вид»

Наиболее обычным и широко распространенным феноменам в природе трудно дать точное и строгое определение. Отчасти такое положение связано с подвижностью и расплывчатостью границ всякого явления в органической природе, отчасти же — с внутренней диалектической противоречивостью любого естественного феномена. Разнообразие видов в природе велико, а наши знания в области изучения этого разнообразия малы. На планете научно описано около 1,2 млн видов животных и около 500 тыс. растений. Процесс описания новых видов непрерывно продолжается (каждый год описываются сотни и тысячи новых видов насекомых и других беспозвоночных животных, микроорганизмов) и общее число существующих видов составляет, по-видимому, несколько миллионов.

Виды распределяются неравномерно по классам, семействам и родам, есть группы с огромным числом видов и группы — даже высокого таксономического ранга, — представленные немногими видами в современной фауне и флоре. Например, целый подкласс рептилий представлен лишь одним видом — гаттерией (*Sphenodon punctatus*), тогда как другой подкласс того же класса рептилий представлен несколькими тысячами видов. Несмотря на кажущееся безграничным многообразие видов, уже при современном уровне знаний можно дать более или менее четкую формулировку (пока еще не определение!) понятия «вид».

Вид — качественный этап процесса эволюции.

Вид — это совокупность особей, обладающих общими морфофизиологическими признаками и объединенных воз-

можностью скрещивания друг с другом¹, формирующих систему популяции, которые образуют общий (сплошной или частично разорванный) ареал; в природных условиях виды обычно отделены друг от друга и представляют генетически устойчивые системы.

Приведенная формулировка требует дополнений. Любой вид представляет также систему популяций, формирующих совокупность экологических ниш в соответствующих биогеоценозах. Эта система популяций обладает общей эволюционной судьбой. Наконец, большинство видов политипично, т. е. представлены группами разнообразных по многим морфофизиологическим признакам особей (иногда эти группы достигают ранга подвидов).

Лишь ничтожная часть видов живых организмов в настоящее время изучена настолько полно, чтобы при их описании удовлетворить всем требованиям приведенной формулировки. Практически же виды в природе могут различаться либо морфологическими, либо физиологическими, либо экологическими или этологическими признаками, либо, наконец, географическим распространением. Теоретически важнейшим признаком вида служит его генетическая устойчивость в природных условиях, обуславливающая независимость эволюционной судьбы.

12.3. Критерии вида

При сравнении видов в хорошо изученных группах организмов выявляются их различия. В одном случае виды внутри одного рода различаются морфологически, в другом — по особенностям географического распространения, в третьем — по особенностям поведения. Возникает вопрос: каковы же критерии для разделения видов?

Морфологические различия. Одни близкие виды заметно отличаются морфологически, другие мало, часто неуловимо. Примеров первого рода очень много и приводить их нет необходимости. Интереснее многочисленные случаи глубокого морфологического сходства разных видов.

¹ Критерий скрещиваемости не относится, естественно, к облигатно-партеногенетическим и агамным формам.

При экспериментально-генетическом исследовании была обнаружена полная репродуктивная самостоятельность двух рас (подвидов) у вида *Drosophila pseudoobscura* в Северной Америке. Тщательные исследования позволили сделать вывод о том, что эти «подвиды» представляют различные виды: *D. pseudoobscura*, *D. persimilis*. Морфологически они различаются лишь числом зубчиков на половых гребешках гениталий у самцов, формой слюнных желез и относительными размерами крыльев. Выяснилось также, что эти виды имеют и несколько отличные экологические характеристики: одни из них распространены в более северных (или на больших высотах в горных областях) районах и предпочитают более низкие температуры. Определелись и некоторые физиологические различия: так, особи одного из видов достигают половой зрелости через 32—36 ч после вылупления из куколок, а второго — через 44—48 ч; различаются они и ритмом суточной активности, реакцией на свет и т. д.

Другой пример относится к комплексу видов-двойников, прежде объединяемых под названием «малярийный комар» (*Anopheles maculipennis*). В одних регионах он предпочитает кормиться на человеке, а в других — исключительно на домашних животных; в одних районах он размножается в солоноватой воде, в других — только в пресной и т. д. Изучение показало, что существует не один, а шесть видов-двойников. Внешне они почти неразличимы, известные пока различия касаются особенностей структуры яиц, числа и ветвистости щетинок у личинок.

В настоящее время число описанных видов-двойников, т. е. видов с малой степенью морфологических различий, непрерывно увеличивается во всех группах. Например, более 50% видов североамериканских светляков было определено благодаря изучению издаваемых ими световых вспышек (практически при полном внешнем сходстве). Виды-двойники в большом числе известны для многих групп птиц, амфибий, рептилий, даже млекопитающих. В нашей стране в результате специальных исследований удалось выявить ряд видов-двойников среди мелких грызунов (Н.Н. Воронцов).

До сих пор среди натуралистов идут споры: считать ли шотландскую куропатку-грауса подвидом белой куропатки (*Lagopus l. scoticus*) или отдельным видом (*L. scoticus*). Дело в том, что у белой куропатки, широко распространенной во всей Северной Евразии, зимой белое оперение, а летом — коричневатое-пестрое. Особи из шотландских популяций не приобретают белой окраски зимой и весь год остаются коричневыми. Против выделения их в отдельный вид говорит факт постепенного перехода от популяций полностью белых зимой куропаток, обитающих в Карелии (и далее на восток), к лишь частично становящимся белыми из скандинавских популяций до всегда коричневых британских.

При сравнении крайних звеньев в этой цепи (восточных и шотландских популяций) сомнений в видовой самостоятельности форм нет: 100% особей отличаются по признаку зимней окраски. Этого достаточно для признания какой-то формы самостоятельным видом. В современной биологии накопилось немало примеров, когда четкий ответ на вопрос «вид или не вид?» оказывается невозможным. Это говорит не о несовершенстве наших знаний, а об объективно существующем положении: иногда границы между видами оказываются расплывчатыми. Представим себе, что скандинавские популяции куропатки по какой-то причине вымерли, тогда вывод о видовой самостоятельности грауса уже ни у кого не вызовет возражений.

Итак, степень видимых морфологических различий между видами не может служить надежным критерием их видовой самостоятельности. Иногда заведомо различные виды практически не отличимы по морфологическим признакам, в других случаях даже морфологически отличные формы трудно назвать видами.

Физиолого-биохимические различия между близкими видами обычно меньше, чем между видами, филогенетически более далекими. Известно, что синтез определенных высокомолекулярных органических веществ свойствен лишь для отдельных групп видов. Так, например, по способности образовывать и накапливать алкалоиды различаются виды растений в пределах семейств

пасленовых, сложноцветных, лилейных и орхидных.

Развитие молекулярной биологии в последние десятилетия позволило изучить строение ряда пигментов крови у животных. Было установлено тонкое строение молекул гемоглобина и других пигментов и выяснено большое сходство в этих структурах у систематических близких видов. Этот же вывод оказался справедлив и для многих других изученных высокомолекулярных структур у животных. Например, инсулин обнаружен только у хордовых животных. По последовательности расположения в молекуле инсулина аминокислот все изученные виды млекопитающих сходны и различия касаются лишь небольшого участка молекулы. Аналогичные результаты получены в последние годы при сравнении строения ДНК разных видов животных методом молекулярной «гибридизации» (см. гл. 6).

Казалось бы, все эти (и многие другие аналогичные) факты позволяют считать физиолого-биохимический критерий одним из наиболее существенных и надежных при разграничении видов. Однако этот вывод не верен, так как существует значительная внутривидовая изменчивость практически всех физиолого-биохимических показателей, начиная от теплоустойчивости тканей, характерных для данного вида, до последовательности аминокислот и отдельных участков ДНК. Одним из примеров такой внутривидовой изменчивости биохимических показателей является резко повышенное выделение мочевой кислоты в мочу только у одной из пород собак (выделение мочевой кислоты, а не аллантоина характерно лишь для высших приматов). Из этого примера видно, что биохимический признак, свойственный подотряду, может оказаться нехарактерным для группы популяций одного из видов, входящих в этот подотряд. Известно также, что биосинтез одних и тех же аминокислот (например, гистидина, аргинина) может осуществляться одинаковыми путями у столь далеких организмов, как *Escherichia coli* и *Neurospora crassa*, а синтез другой аминокислоты (лизина) может осуществляться различными путями даже среди очень близких видов животных.

Итак, степень физиолого-биохимических различий между видами также не мо-

жет служить надежным критерием их видовой самостоятельности.

Географические различия между видами основаны на относительной самостоятельности ареала каждого вида. Несомненно, что размер ареала, его форма, расположение в биосфере — важные видовые признаки. Для каждого вида свойственны свои границы пригодных для жизни условий, своя история возникновения (определяющая в значительной степени очертания и размер ареала), свои специфические взаимодействия с видами-конкурентами и т. д. Поэтому любая характеристика вида будет неполной без указания на специфические особенности его ареала.

Однако существуют причины, по которым географический критерий не может считаться достаточно универсальным для характеристики видов в природе. Во-первых, существует множество видов с практически совпадающими ареалами. Например, ареал кедрового стланика (*Pinus pumila*) совпадает с ареалами березы Миддендорфа (*Betula middendorffii*), даурской лиственницы (*Larix daurica*) и душистого тополя (*Populus suaveolens*). Эти виды тесно связаны биогеоценотически, входят в состав одних и тех же растительных сообществ, и их историческое развитие шло, видимо, параллельно, отражая общность исторических условий формирования определенных природных зон. Во-вторых, для видов-космополитов, ареал которых охватывает огромные пространства в биосфере Земли (в океане, например, дельфин косатка — *Orcinus orca*; на суше — некоторые виды рода дрозофил), характеристика ареала как видового признака также теряет смысл. В-третьих, определенность ареала отсутствует у некоторых быстрорасселяющихся видов, поскольку очертания ареала у них изменяются очень быстро и непредсказуемо (в последние столетия часто в связи с антропогенными изменениями ландшафтов или вселениями, как, например, для домового мухи, городского воробья, многих рудеральных растений и т. д.).

Итак, и географический критерий не может служить каким-либо универсальным «видовым» признаком.

Генетическое единство — главный критерий вида. Целостность вида. Возни-

кает вопрос: а есть ли такой критерий? Есть, и он характеризует вид и как всеобщую форму существования жизни на нашей планете, и как качественный этап эволюционного процесса. *Основной критерий вида заключается в его генетическом единстве.* Единство вида как динамической системы в эволюции основано на возможности нивелировок различий, возникающих в популяциях путем скрещивания. Как бы ни были изолированы отдельные популяции и подвиды, поток генетической информации между ними всегда существует. Даже единичные миграции отдельных особей из одной популяции в другую, из зоны обитания одного подвида в зону обитания другого, повторяясь на протяжении сотен и тысяч поколений, создают поток генов. Это обеспечивает интеграцию относительно изолированных генофондов отдельных популяций (рис. 12.1).

Конечно, при отсутствии обмена гамет (у агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся форм) не возникает такого генетического единства особей, что создает объективные трудности при разграничении видов.

Единство вида не нарушается даже и в том случае, если иногда по каким-то причинам границы между соседними видами оказываются нечеткими. Сейчас в разных группах таких случаев вскрывается все больше. Это связано с тем, что особи близких видов в определенных условиях иногда могут успешно скрещиваться друг с другом и давать плодовитое потомство в некоторых комбинациях. В таких случаях оказывается, что, за исключением некой гибридной зоны, между такими видами нарушения строения обоих видов как самостоятельных генетических систем не происходит: виды оказываются не *генетически закрытыми системами*, как представлялось еще в середине XX в., а *генетически устойчивыми системами*.

Единство и эволюционная «судьба» вида определяют его спeцифическое место в биогеоценозах. В природе нет двух видов с одинаковым набором адаптаций: это разнообразие адаптаций делает каждый вид уникальным и определяет возможность формирования каждым видом своей *экологиче-*

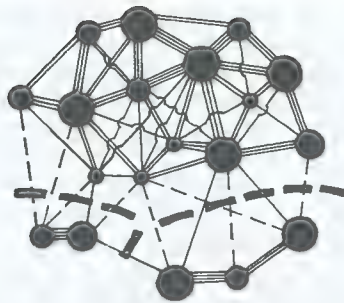


Рис. 12.1. Схема интеграции генофондов отдельных популяций в единый генофонд вида

Кружки — популяции, линии — потоки генов между ними, пунктир — возникающая изоляция частей видового генофонда (ориг. рис.)

*ской ниши*¹ как суммы экологических ниш отдельных, составляющих вид популяций.

12.4. Использование понятия «вид» у агамных и облигатно-партеногенетических форм и в палеонтологии

Еще недавно формулировка понятия «вид» могла быть использована лишь по отношению к перекрестнооплодотворяющимся формам (поскольку именно критерий скрещиваемости являлся существеннейшим). К агамным, облигатно-партеногенетическим и самооплодотворяющимся формам, которые встречаются в природе в основном среди низших растений и микроорганизмов, это понятие трудно приложимо. Но виды существуют и у таких форм. Сейчас, когда вид определяется не как *генетически замкнутая*, а как *генетически устойчивая система*, приложимость концепции вида к агамным и облигатно-партеногенетическим формам становится особен-

¹ Не надо понимать экологическую нишу как некое пустое пространство, которое может быть занято тем или иным видом. Экологическая ниша — это как бы «профессия» данного вида, она возникает и исчезает одновременно с возникновением и исчезновением вида. Вне вида экологическая ниша не может существовать. Вне вида существуют большие природные зоны (зона лесов, пустынь, литораль и т.п.), формирующие соответствующие экологические ниши в результате развития тех или иных специальных адаптаций у определенных видов.

но ясной. У таких форм видом надо считать систему близких биотипов — группу фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом, занимающих общий ареал и связанных общностью эволюционной судьбы. Эта общность определяется образом их генотипа. Образно говоря, агамные формы можно представить себе как одну огромную особь, состоящую из множества мелких однородных частей.

По-видимому, и агамные, и облигатно-партеногенетические формы составляют своеобразные генетические системы, устойчивость которых должна поддерживаться каким-то образом. Так, у бактерий нет механизмов генетической рекомбинации, связанных с половым процессом (мейозом, образованием и слиянием гамет). Но у прокариот выработались оригинальные способы обмена генетической информацией. Они связаны с заражением бактериальных клеток умеренными (т. е. не вызывающими гибель клеток) вирусами и их производными — плазмидами. В кольцевую молекулу ДНК плазмиды может включиться кусок «хозяйской» ДНК. Этот ген может быть перенесен от одной бактерии к другой. Бактерии обмениваются генами устойчивости к антибиотикам. Это явление получило название *латерального* или *горизонтального переноса* генетической информации.

Агамное размножение, партеногенез и самооплодотворение, видимо, представляют вторичное явление в эволюции специализированных в этом отношении групп и никогда не являются абсолютно облигатными (даже для цианей и ряда бактерий первичность и облигатность агамии нельзя считать доказанной). Подавляющее же большинство организмов — двуполые, перекрестнооплодотворяющиеся формы.

Принципиальные затруднения возникают при использовании понятия «вид» в палеонтологии. Здесь исследователь всегда имеет дело с распределением разных форм не только в пространстве (как в неонтологии), но и во времени. Это обстоятельство лишает смысла критерий непосредственного, «кровного» родства. Как известно, в палеонтологии при разграничении форм используются практически лишь морфологические и реконструктивно-биологические

(остатки жизнедеятельности, следы, капролиты и т. п.) критерии. Разграничение форм видового ранга в палеонтологии оказывается возможным пока лишь в крайне редких последовательно захороненных на одном и том же месте многочисленных по числу особей сериях материала с заметными морфологическими изменениями в разных горизонтах. Поэтому понятие «вид» неприменимо в палеонтологии. Для обозначения отрезка филогенетического ствола, эквивалентного виду неонтологии, в палеонтологии сейчас все шире используют понятие *фратрии* (*филума*) или же пользуются не видовыми, а лишь родовыми определениями.

12.5. Структура вида

При описании элементарной эволюционной единицы — популяции (см. гл. 8) было показано, что население любого вида распадается на относительно изолированные группы особей. Внутри популяции можно всегда выделить недолговечные группы особей, объединенных более тесным генетическим родством. У животных такие груп-

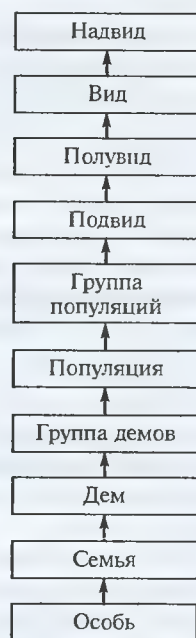


Рис. 12.2. Схема строения вида как многоуровневой иерархической системы (по А.С. Баранову, 1986)

пы часто называют *демами*, у растенный — *биотипами*.

Если рассматривать внутривидовые структуры выше популяционного уровня, то у животных таковыми оказываются *расы, подвиды*, а у растений — *экотипы и подвиды*. Единообразие в терминологии в этой области отсутствует не только между ботаниками, зоологами, микологами и микробиологами, но и среди специалистов внутри каждой из названных дисциплин. Однако при этом все без исключения биологи, связанные с изучением видов, согласны, что *любой вид — это не конгломерат популяций, а сложная система с многоуровневой иерархией биохорологических групп* (рис. 12.2). С эволюционно-генетической точки зрения важно подчеркнуть, что эта система интегрирована генетическим обменом между группами.

12.6. Вид — качественный этап эволюционного процесса

Несмотря на различное морфофизиологическое «содержание» вида разных групп организмов, *вид — центральный и главный качественный этап процесса эволюции*. Вид может и должен рассматриваться как качественный этап эволюционного процесса, потому что это *наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе*. Основной биологический смысл вида состоит в том, что он образует *защищенный генофонд* (благодаря развитию разнообразных изолирующих механизмов, защищающих его от возможного потока генов из других генофондов).

Вид как качественный этап эволюционного процесса внутренне противоречив. С одной стороны, вид как результат эволюции целостен, приспособлен к данной среде, генетически обособлен от всех других таких же видов, стабилен; с другой стороны, как

этап эволюционного процесса он динамичен, имеет расплывчатые границы, лабилен.

Эта противоречивая, диалектическая, по существу, специфика вида — объективная реальность, которую необходимо учитывать при любом изучении видов и процесса видообразования в природе. Для наблюдателя в природе любой вид как бы «рассыпается» на множество составляющих его популяций, каждая из которых входит в свои конкретные биогеоценозы, занимает определенное место в цепях питания и потоках энергии. Но эти, казалось бы, дискретные, совершенно самостоятельные, с собственной эволюционной судьбой популяции невидимыми, но теснейшими генетическими «нитеями» связаны друг с другом и время от времени (пусть даже не в каждом поколении, а через несколько поколений) обмениваются генетическим материалом в результате миграции отдельных особей или других зачатков. Этот незначительный на первый взгляд *поток генов цементирует вид в единую сложную иерархическую систему популяций*, не позволяет накопиться серьезным различиям между популяциями и их группами. Если же эти связывающие отдельные популяции и группы популяций эволюционно-генетические «мостики» рушатся и не восстанавливаются на протяжении длительного периода (т. е. возникает непреодолимый *изоляционный барьер*), то внутри одной генетически открытой популяционной системы возникают две, каждая из которых оказывается генетически устойчивой по отношению к другой. Так, с возникновением нового вида завершается один этап грандиозного и постоянно текущего в живой природе процесса эволюции и начинается новый этап. Поэтому и можно сказать, что *любой вид — качественный этап эволюционного процесса*.

Основной критерий вида — устойчивое генетическое единство, существование вида как единой интегрированной в процессе эволюции генетической системы. Любой вид представляет собой репродуктивно изолированный генофонд. Эта интегрированная система всегда занимает в биосфере определенное, присущее только данному виду место.

Видообразование — результат микроэволюции

Под влиянием давления различных элементарных эволюционных факторов внутри видового ареала то в одной, то в другой популяции возникают устойчивые изменения генотипического состава популяций. Некоторые из этих элементарных эволюционных явлений могут в дальнейшем углубляться. При более сильной изоляции такие эволюционные явления могут накапливаться в популяциях под действием отбора.

13.1. Видообразование — источник возникновения многообразия в живой природе

Пока особи из разных популяций внутри вида хоть изредка могут скрещиваться в природе друг с другом и давать плодовитое потомство (т. е. пока существует поток генетической информации между разными популяциями внутри вида), вид остается единым как сложная интегрированная система.

Однако в результате возникновения сильного давления изоляции этот поток генетической информации может прерваться. Тогда оказавшиеся в изоляции части видового населения, накопив изменения под влиянием действующих эволюционных факторов, могут перестать скрещиваться при последующих встречах, станут генетически самостоятельными.

Возникновение такой изоляции между разными частями видового населения означает разделение одного вида на два — процесс видообразования. Схематично этот процесс изображен на рис. 13.1. *Видообразование — это разделение (во времени и пространстве) прежде единого вида на два или несколько. Другими словами, видообразование — это превращение одной генетически открытой системы (какими являются по отношению друг к другу популяции и их группы внутри вида) в две или более генетически закрытые (или обязательно устойчивые) системы.*

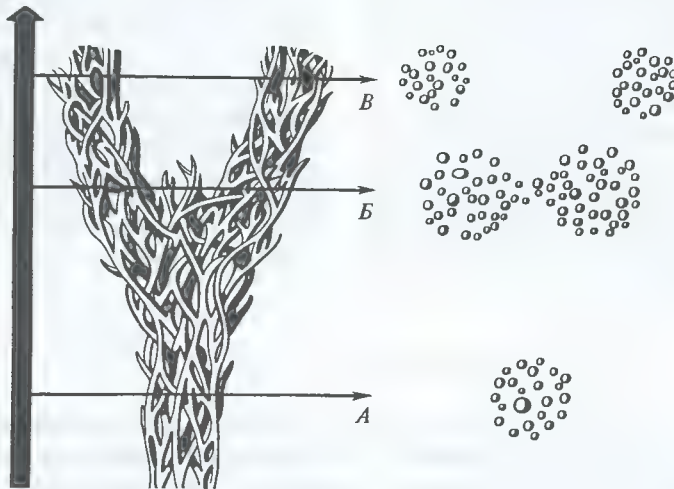
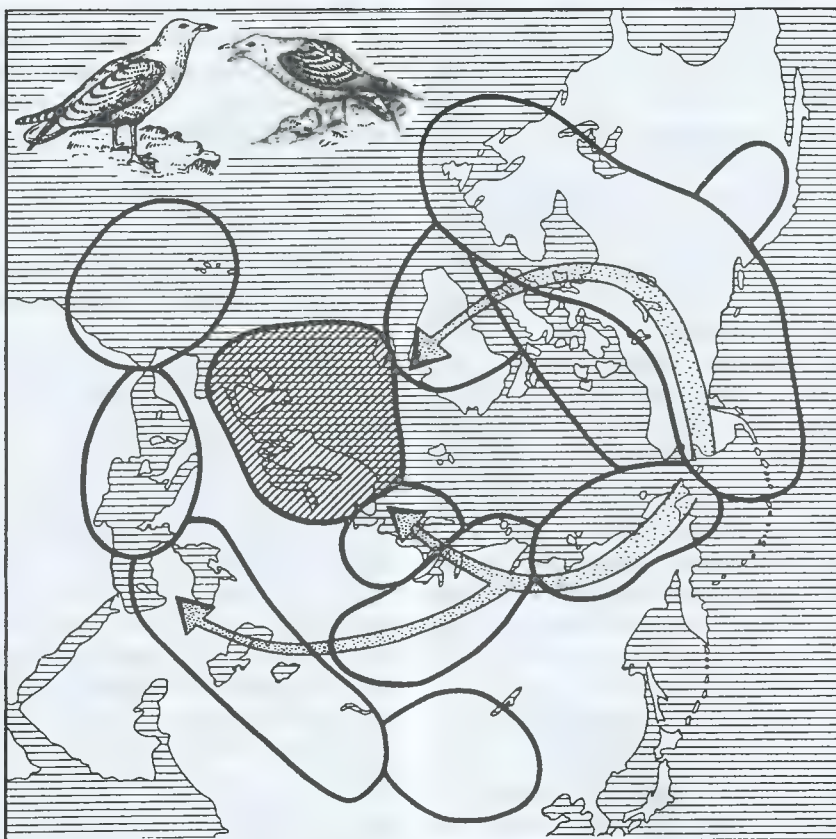


Рис. 13.1. Схема видообразования. Каждая отдельная веточка — популяция. А — уровень исходного единого вида; В — момент незавершенного разделения видов; В — два новых вида (по Ф.Г. Добржанскому, 1957)



Р и с. 13.2. Цепь подвидов больших чаек: серебристая — клуша-хохотунья (*Larus argentatus*, *L. fuscus*) (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и др., 1977)

Выделены ареалы отдельных подвидов. Крайние звенья цепи в районе северо-западной Европы (двойная штриховка) обитают совместно и не скрещиваются в природе. Стрелки — направления вероятного расселения вида из Берингийского центра происхождения. Иногда подвидам, показанным на схеме, придется видовой статус

Видообразование происходит в результате постоянно совершающихся внутри вида процессов микроэволюции.

Все хорошо изученные микроэволюционные процессы протекают в совокупностях скрещивающихся и генетически перемешивающихся особей. Только в такой системе возможно образование бесчисленного множества различных генетических комбинаций, являющихся основой для эффективного действия естественного отбора. Однако скрещивания и происходящая вследствие этого нивелировка различий затрудняют эволюционную дифференцировку более или менее крупных совокупностей особей (популяций и их групп) в пределах одного вида. Образование нового вида создает обычно непреодолимые в природных условиях изо-

ляционные барьеры, которые позволяют сохранять специфические адаптации каждого вида и в конечном итоге определяют возможность сохранения и увеличения многообразия проявления живого на нашей планете.

13.2. Примеры видообразования

В настоящее время изучены различные пути возникновения новых видов в процессе микроэволюции.

Видообразование в цепи подвидов больших чаек. По побережьям Балтийского и Северного морей живут не скрещиваясь два вида крупных чаек: серебристая чайка

(*Larus argentatus*) и клуша-хохотунья (*L. fuscus*). Эти два вида объединяются друг с другом через непрерывную цепь подвидов, охватывающих Северную Евразию, с одной стороны, и Гренландию и Северную Америку — с другой (рис. 13.2). Несколько сотен тысяч лет назад в районе современного Берингова пролива обитала предковая форма этих чаек. Впоследствии они (биологически связанные либо с побережьями морей, либо с крупными внутриконтинентальными водоемами) начали распространяться на восток и запад, образовав к нашему времени две непрерывные цепи подвидов. Особи всех соседних подвидов скрещиваются в природе и дают плодовитое потомство. В районе же Северного и Балтийского морей произошла встреча конечных звеньев восточной и западной цепи подвидов. Накопленные в процессе микроэволюции отдельных подвидов различия в биологии (особенности образа жизни, некоторые морфологические особенности и др.) оказались достаточными для возникновения двух новых видов. Если по каким-либо причинам непрерывная цепь подвидов где-нибудь разорвется, то возникнут два четко различающихся вида. Сейчас же видообразование в этой группе чаек находится как бы «в процессе становления» (*in statu nascendi*), давая нам возможность наблюдать эволюцию в действии. Сходный пример цепи подвидов, крайние звенья ко-

торой могут быть названы видами, описан для грауса и белой куропатки (см. 12.3).

Видообразование в группе австралийских мухоловок. В настоящее время в Австралии распространены два близких вида мухоловок рода *Pachycephala* (*P. rufogularis* и *P. inornata*). В результате тщательного анализа палеогеографии и палеоклиматологии удалось восстановить возможный путь образования такой странной на первый взгляд ситуации, когда один из близких видов обитает лишь на небольшом пространстве, занимаемом другим видом (рис. 13.3). Вначале существовал лишь один предковый вид, имевший широкий ареал (рис. 13.3, 1). В связи с наступлением засушливого периода, изменениями в растительности и смещениями дождевых зон возникла и развилась значительная изоляция между западной и восточной частями видового населения (рис. 13.3, 2, 3). Существова в несколько иных условиях и при отсутствии нивелировок достигаемых различий (при отсутствии скрещивания), две формы приобрели видовую самостоятельность (рис. 13.3, 4). Затем вновь получила распространение сравнительно влаголюбивая растительность и западный вид смог расселиться на восток, где он встретился с родственным видом, приобретшим какие-то специфические особенности. Различия между этими прежде генетически близкими формами оказались настолько



Р и с. 13.3. Видообразование в группе австралийских мухоловок *Pachycephala* (из Э. Майра, 1968)

Современное распространение показано на карте 6. Расширения и сокращения ареалов связаны с изменениями в растительности, вызванными, в свою очередь, историческими смещениями дождевых зон в разные периоды эволюции

значительны, что определили возможность их самостоятельного существования без скрещивания. В сравнительно недавнее время в результате нового иссушения климата вновь возникла изоляция между западной и восточной частями населения одного из видов (рис. 13.3, 5).

13.3. Основные пути и способы видообразования

В территориальном аспекте в пространстве новый вид может возникнуть из одной или группы смежных популяций, расположенных на периферии ареала исходного вида. Такое видообразование называется *аллопатрическим* (от греч. *allos* — иной, *patris* — родина). В других случаях новый вид может возникнуть внутри ареала исходного вида, как бы внутри вида; этот путь видообразования называется *симпатрическим* (от греч. *syn* — вместе, *patris* — родина). В филогенетическом аспекте (во времени) новый вид может возникнуть посредством постепенного изменения одного и того же вида во времени, без какой-либо дивергенции исходных групп. Такое видообразование называется *филетическим*.

Новый вид может возникнуть путем разделения единого предкового вида (*дивергентное* видообразование). Наконец, новый вид может возникнуть в результате гибридизации двух уже существующих видов — *гибридогенное* видообразование. Кратко опишем эти основные пути видообразования.

Аллопатрическое видообразование (называемое иногда географическим) иллюстрируется приведенными выше примерами возникновения вида у больших чаек и в группе австралийских мухоловок. При аллопатрическом видообразовании новые виды могут возникнуть путем фрагментации, распада ареала широко распространенного родительского вида. Примером такого процесса может быть возникновение видов ландыша (см. гл. 6). Другой способ аллопатрического видообразования — видообразование при расселении исходного вида, в процессе которого все более удаленные от центра расселения периферийные популяции и их группы, интенсивно преобразуясь в

новых условиях, становятся родоначальниками видов. Примеры, аналогичные видообразованию в группе больших чаек, известны и для других птиц, некоторых рептилий, амфибий, насекомых.

В основе аллопатрического видообразования лежат те или иные формы пространственной изоляции, и этот путь видообразования всегда сравнительно медленный, происходящий на протяжении сотен тысяч поколений. Именно за такие длительные промежутки времени в изолированных частях населения вида вырабатываются те биологические особенности, которые приводят к репродуктивной самостоятельности даже при нарушении первичной изолирующей преграды. Аллопатрическое видообразование всегда связано с историей формирования видового ареала.

Симпатрическое видообразование. При видообразовании симпатрическим путем новый вид возникает внутри ареала исходного вида.

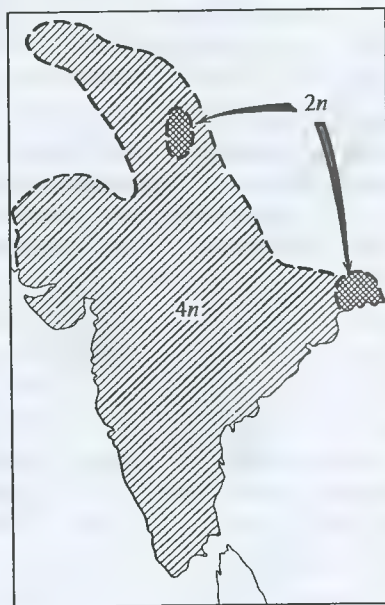


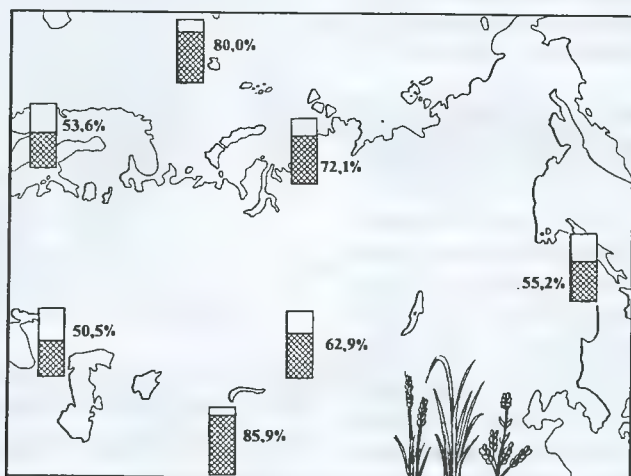
Рис. 13.4. Пример возникновения репродуктивной изоляции при полиплоидизации: обитающий по всему Индостану тетраплоидный вид растений *Dicanthium annulatum*, несомненно, возник из диплоидной предковой формы, ныне занимающей небольшой дизъюнктивный ареал (по Н. Россу, 1962)

Первый способ симпатрического видообразования — возникновение новых видов при быстром изменении кариотипа, например при *автополиплоидии*. Известны группы близких видов (обычно растений) с кратными числами хромосом (см. рис. 6.28). Так, например, в роде хризантем (*Chrysanthemum*) все формы имеют число хромосом, кратное 9, 18, 27, 36, 45, ..., 90. В родах табака (*Nicotiana*) и картофеля (*Solanum*) основное, исходное, число хромосом равно 12, но имеются формы с 24, 48, 72 хромосомами. В таких случаях можно предположить, что видообразование шло путем автополиплоидии — посредством удвоения, утроения, учетверения и т. д. основного набора хромосом предковых видов. Процессы полиплоидизации хорошо воспроизводятся в эксперименте посредством задержки расхождения хромосом в мейозе в результате воздействия, например, колхицином. Известно, что полиплоиды могут возникать и в природных условиях. Возникшие полиплоидные особи могут давать жизнеспособное потомство лишь при скрещивании с особями, несущими то же число хромосом (или при самоопылении). В течение немногих поколений в том случае, если полиплоидные формы успешно проходят «контроль» естественного отбора и оказываются лучше исходной диплоидной, они могут распространиться и сосуществовать совместно с породившим их видом (рис. 13.4) или, что бывает чаще, просто вытеснить его.

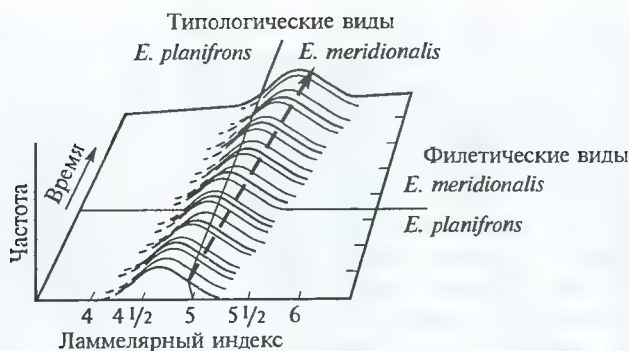
Полиплоидные формы, как правило, крупнее и способны существовать в более суровых физико-географических условиях. Именно поэтому в высокогорьях и в Арктике число полиплоидных видов растений резко увеличено (рис. 13.5). Среди животных полиплоидия при видообразовании играет несравненно меньшую роль, чем у растений, и во всех случаях связана с партеногенетическим способом размножения (например, у иглокожих, членистоногих, аннелид и других беспозвоночных).

Второй способ симпатрического видообразования — *путем гибридизации с последующим удвоением числа хромосом* — аллополиплоидия (см. ниже).

Наконец, последним, достаточно изученным способом симпатрического видообразования является возникновение новых форм в результате *сезонной изоляции*. Известно существование ярко выраженных сезонных рас у растений, например у погремка *Alectorolophus major* (см. гл. 10), раннецветущие и поздноцветущие формы которого полностью репродуктивно изолированы друг от друга, и, если условие отбора сохраняется, лишь вопрос времени — когда эти формы приобретут ранг новых видов. Аналогично положение с яровыми и озимыми расами проходных рыб; возможно, что эти формы уже являются разными видами, очень схожими морфологически, но изолированными генетически (*виды-двойники*).



Р и с. 13.5. Распространение полиплоидных видов цветковых (в процентах к общему числу видов флоры) в разных частях Евразии (по данным разных авторов из Н.В. Тимофеева-Ресовского и др., 1977)



Р и с. 13.6. Пример филетического видообразования в ряду ископаемых европейских слонов (*Elephas planifrons* — *E. meridionalis*) по ламеллярному индексу (количеству эмали на зубах) (из В. Гранта, 1980)

Особенность симпатрического пути видообразования — возникновение новых видов, морфологически близких к исходному виду. Так, при полиплоидии увеличиваются размеры, но общий облик растений сохраняется, как правило, неизменным; при хромосомных перестройках наблюдается та же картина; при экологической (сезонной) изоляции возникающие формы также обычно оказываются морфологически слабо различимыми. Лишь в случае гибридного возникновения видов появляется новая видовая форма, отличная от каждого из родительских видов (но также имеющая признаки, характерные для двух исходных видов).

Филетическое видообразование. При филетическом видообразовании вид, весь в целом изменяясь в чреде поколений, превращается в новый вид, который можно выделить, сопоставляя морфологические характеристики этих групп.

Филетическое видообразование включает *стазигенез* — развитие вида во времени с постепенным изменением одной и той же экологической ниши, и *анагенез* — развитие вида с приобретением каких-то новых принципиальных приспособлений, позволяющих ему образовать совершенно новую, более широкую экологическую нишу. Примером стазигенеза может быть развитие основного ствола верхнеплиоценовых моллюсков рода *Giraulus* (см. рис. 6.5).

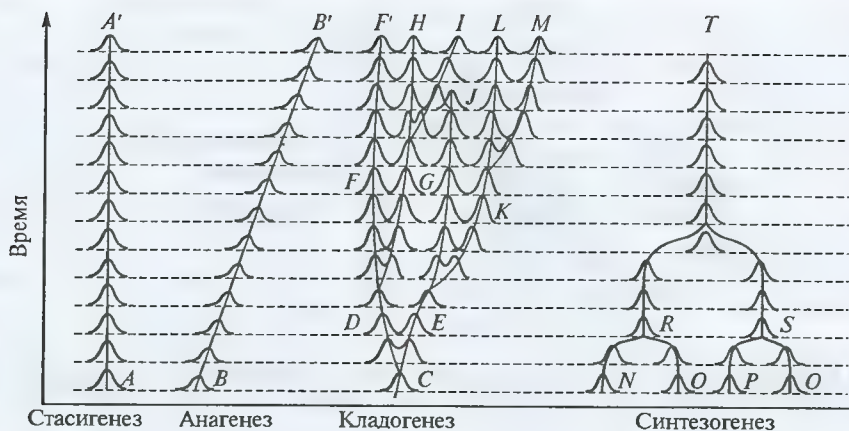
Ясно, что в этом случае возможно лишь сопоставление морфологических характеристик, так как изучать результаты филетической эволюции можно лишь с привлечением палеонтологического материала (рис. 13.6).

При этом всегда остается возможность того, что на каком-то этапе эволюции от единого филетического ствола могли дивергировать другие группы и филетическое видообразование могло оказаться на самом деле дивергентным. Поэтому в «чистом виде» филетическая эволюция, видимо, возможна лишь как идеализированное и упрощенное отражение эволюционного процесса на одном из отрезков жизни вида (*фратрии*).

Заметим, что границы между отдельными видами в филетическом ряду форм провести невозможно — она всегда будет условной (см. гл. 12).

Дивергентное видообразование (кладогенез). Ч. Дарвин считал этот тип видообразования самым распространенным (единственный рисунок в «Происхождении видов» посвящен именно этому типу видообразования). Примерами этого типа видообразования — возникновение новых видов в результате разделения единой предковой формы — являются возникновение нескольких видов сигов вокруг Ирландского моря (см. рис. 6.10) и дивергенция дарвиновых вьюрков на Галапагосах (см. рис. 6.12) и эволюция североамериканских дрозофил группы *pseudoobscura* — *persimilis* (см. рис. 6.27).

Гибридное видообразование (синтезогенез или сингенез). Этот тип видообразования обычен у растений: по некоторым подсчетам, более 50% видов растений представляют собой гибридные формы — *аллополиплоиды*. Укажем лишь на некоторые. Культурная слива (*Prunus*



Р и с. 13.7. Основные формы филетического (во времени) видообразования (из Н.Н. Воронцова, 2001)

domestica) с $2n = 48$ возникла путем гибридизации терна (*P. spinosa*, $2n = 32$) с алычой (*P. divaricata*, $2n = 16$) с последующим удвоением числа хромосом. Некоторые виды пикульника, малины, табака, брюквы, полыни, ириса и других растений — такие же аллополиплоиды гибридогенного происхождения.

Интересен случай возникновения нового симпатрического вида у *Spartina townsendii* ($2n = 120$) на основе гибридизации с последующим удвоением числа хромосом местного английского вида *S. stricta* ($2n = 50$) и завезенной в 70-х годах XIX в. из Северной Америки *S. alternifolia* ($2n = 70$). Сейчас ареал этого вида интенсивно расширяется за счет сокращения ареала местного европейского вида. Другой пример гибридогенного вида, возникшего симпатрически, — рябинокизильник (*Sorbo-cotaneaster*), сочетающий признаки рябины и кизильника и распространенный в середине 50-х годов в лесах южной Якутии по берегам среднего течения р. Алдан (К.М. Завадский). В результате гибридогенного видообразования особенно часто могут образовываться комплексы видов (или так называемых *полувинов*), связанных между собой гибридизацией, — *сингамеоны* (В. Грант). В случае таких гибридных комплексов иногда бывает трудно обнаружить четкие границы между отдельными видами, хотя виды как устойчивые генетические системы выделяются вполне определенно.

Все четыре основные формы видообразования во времени схематично показаны на рис. 13.7.

13.4. Принцип основателя и видообразование

Новая популяция может возникнуть всего от нескольких исходных особей, попавших каким-то образом в благоприятные условия. Эти немногие особи-основатели должны нести лишь часть генетической изменчивости родительской популяции (см. гл. 9). Поэтому популяция, которая образуется от этих особей, будет менее разнообразной, гено- и фенотипически однородной (до тех пор, пока не произойдет обогащение генофонда за счет новых мутаций или пополнения за счет иммиграции).

При возникновении новых видов может наблюдаться та же картина: изолированные отдельные популяции неизбежно должны обладать меньшим спектром генетической (и фенотипической) изменчивости, чем вид в целом. Возникающий в этих условиях новый вид будет также обладать сравнительно небольшой изменчивостью. К этому добавится и *эффект гомозиготизации*, происходящий в результате неизбежного инбридинга внутри небольшой по размерам популяции. Какие-то гены в маленькой популяции могут быть потеряны и в результате действия волн численности (см. гл. 9).

Трудно заранее определить, насколько все перечисленные генетические явления

оказываются неблагоприятными для возникающего таким путем вида. Одновременно с этими явлениями утрата генетической изменчивости неизбежно и резко сокращает число генов, вредных в гомозиготном состоянии, уменьшает *генетический груз*. Популяция — основатель нового вида — получает «хороший старт» (Э. Майр).

По-видимому, *принцип основателя* в той или иной форме действует при всяком видообразовании. Описано множество случаев, когда от немногих особей происходили многочисленные популяции. Большинство млекопитающих и птиц, успешно вселенных в Северной Америке, Австралии, Новой Зеландии, являются потомками немногих особей (так, миллионы австралийских кроликов ведут начало от 24 особей). Миллионы золотистых хомячков (*Mesocricetus auratus*) в лабораториях всего мира происходят от одной-единственной самки. Нет сомнения, что на протяжении эволюции жизни на Земле подобные случаи были нередки.

Во всех этих случаях наличный запас генетической изменчивости был достаточен для поддержания возникающих от основателей групп особей в жизнеспособном состоянии. Возможны только два пути решения этой эволюционной задачи: либо удачное сочетание внешних условий, определяющее достаточно слабое давление естественного отбора в новых условиях, либо вспышка индивидуальной изменчивости, сразу же дающая достаточный материал для действия отбора и образования новой формы.

Действие принципа основателя вытекает из специфики популяционных волн как элементарного эволюционного фактора; в

какой-то момент исторического развития генофонд численно резко сокращенной популяции определит измененную генетическую структуру группы в период последующего увеличения численности (см. гл. 9).

При возникновении видов от немногих особей как при симпатрическом видообразовании путем аллополиплоидии или автополиплоидии, так и при аллопатрическом видообразовании при действии принципа основателя неизбежны ситуации, когда будущий вид представлен всего лишь несколькими особями. Эти несколько особей (даже десятки особей) еще не могут считаться новым видом, как бы значительно они ни отличались от исходной формы и какими бы генетическими барьерами изоляции они ни были отделены. Вид — это сложная интегрированная система популяций, всегда образующая специфическую экологическую нишу, система, занимающая «свое место под солнцем». Несколько десятков особей никакой генетически интегрированной системы образовать не могут, не могут они образовать и собственную экологическую нишу. Это как бы «многообещающие дети», которым для того, чтобы превратиться во взрослый организм, необходимо еще доказать право на существование, для видов — пройти через многообразную борьбу за существование, распространиться, образовать ареал и систему популяций. Для этого нужны сотни поколений. Подобные формы, которые по одним показателям уже являются видами, а по другим — еще не могут быть названы таковыми, называются *формами видового ранга* (К.М. Завадский).

Результатом микроэволюционных событий, происходящих в популяциях (как элементарных единицах эволюционного процесса), являются формирование элементарных адаптивных явлений и видообразование. С возникновением нового вида прекращаются нивелировки различий, достигнутых отдельными популяциями или их группами. Однако в недрах нового вида микроэволюционные процессы продолжают протекать непрерывно.

Взаимодействие элементарных событий на внутривидовом уровне, роль отдельных эволюционных факторов, значение популяции как элементарной единицы эволюционного процесса хорошо изучены. Вычленение элементарных микроэволюционных взаимодействий позволяет считать

этот раздел эволюционного учения методологически наиболее разработанным. Конечно, в области микроэволюции ясна лишь принципиальная схема процесса. Знание ее позволяет понимать идущие в природе процессы, но не дает еще возможности перейти к настоящему управлению процессом эволюции. Для такого перехода, составляющего главную практическую цель изучения эволюции, необходимо выполнить по крайней мере два условия. Во-первых, необходимо накопить множество данных по реально осуществляемым в природе микроэволюционным событиям (таким, как диапазоны величин давления отдельных эволюционных факторов, эффекты их взаимодействия, типичные и предельные параметры популяции как элементарной единицы эволюции и др.), что даст возможность разработать рабочие модели управления эволюцией отдельных видов. Во-вторых, для перехода к управлению эволюционным процессом необходимо развитие нового раздела эволюционной теории — учения об эволюции биогеоценозов (см. гл. 19).

В следующей части книги будут рассмотрены основные феномены макроэволюции.

-
1. В чем состоят существенные черты популяционного мышления в современной биологии?
 2. Почему ни особь, ни надвидовые таксоны не могут считаться элементарными единицами эволюционного процесса?
 3. В каком отношении к современным взглядам на изменчивость находятся представления Ч. Дарвина об определенной и неопределенной изменчивости?
 4. Роль внешних условий в изменении организмов в ходе эволюции признается многими. В чем состоят принципиальные различия в оценке разными исследователями роли внешних условий в эволюции?
 5. Каково место концепции борьбы за существование среди механизмов эволюционного процесса?
 6. В чем состоит вклад генетики в развитие теории естественного отбора?
 7. Какова связь между процессами элиминации и естественного отбора?
 8. Каковы принципы выделения элементарных факторов эволюции? Попробуйте добавить иные, новые факторы к описанным в гл. 9.
 9. Обоснуйте тезис «эволюция — это процесс адаптациогенеза».
 10. В чем различие между представлениями о виде как генетически закрытой и генетически устойчивой системах?
 11. В чем трудности определения вида у агамных и облигатно-партеиогенетических форм?
 12. Можно ли определить границы вида на палеонтологическом материале при филетическом видообразовании?
 13. Всегда ли совпадают понятия «биологический вид» и «таксономический вид»?
 14. В чем состоит методологическое значение выделения микроэволюционного уровня исследования процесса эволюции? В чем главное отличие между исследованием микро- и макроэволюционных процессов?
 15. Перед вами поставлена задача: изучить ход микроэволюционного процесса у бабочек-брюквенниц, обыкновенной полевки, озерной лягушки. Как бы вы спланировали ход такого исследования? Какими бы воспользовались методами?

Проблемы макроэволюции

“Таким образом, из войны природы, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, какой ум в состоянии себе представить, — образование высших животных.”

Ч. Дарвин

После знакомства с учением о микроэволюции рассмотрим основные процессы и явления, возникающие на надвидовом — макроэволюционном — уровне, когда прекращается нивелировка возникающих в процессе микроэволюции различий.

Процесс микроэволюции, первично вызывающий дивергенцию популяций (вплоть до видообразования), продолжается без какого-либо перерыва и на макроэволюционном уровне внутри вновь возникших форм. Нарушается лишь характер скрещивания между вновь возникшими видами. Теперь они могут вступать в межвидовые отношения. Эти новые отношения могут повлиять на эволюционные события лишь изменяя давление и направление действия элементарных эволюционных факторов, т.е. через микроэволюционный уровень.

Огромные масштабы макроэволюционных явлений (возникновение новых семейств и отрядов охватывает десятки миллионов лет) исключают возможность их непосредственного экспериментального исследования. При разработке учения о макроэволюции используются в основном описательные методы палеонтологии, биогеографии, морфофизиологии в широком смысле слова (включая сравнение структур ДНК или молекул гемоглобина).

Результаты таких исследований оказываются понятными лишь с позиций механизма осуществления эволюции, т.е. с позиций микроэволюционных.

Эволюция онтогенеза

Эволюционные изменения связаны не только с образованием и вымиранием видов, преобразованием органов, но и с перестройкой онтогенеза. *Онтогенез — развитие особи с момента образования зиготы или другого зачатка до естественного завершения ее жизненного цикла (до смерти или прекращения существования в прежнем качестве). Онтогенез — один из основных феноменов жизни на нашей планете. Онтогенез — процесс развертывания, реализации наследственной информации, заложенной в зародышевых клетках. Без возникновения онтогенеза эволюция жизни была бы немыслима или остановилась бы на стадии «примитивной и бессмертной» слизи, однородного сгустка.*

Филогенез немыслим без изменения отдельных особей в онтогенезе, поскольку филогенез, образно говоря, цепь или поток генетически связанных между собой онтогенезов — циклов индивидуального развития особей. Онтогенез — не только результат филогенеза, но и его необходимая предпосылка. Все это и определяет исключительную важность изучения проблемы соотношения онто- и филогенеза для понимания эволюционного учения.

14.1. Общие представления об онтогенезе разных организмов и специфика его эволюции

Онтогенез особей различных видов неодинаков по продолжительности, темпам и характеру дифференцировок (см. далее). Обычно его делят на *проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды*. У животных обычно дифференци-

ровками богат эмбриональный период, у растений — постэмбриональный. Каждый из этих периодов онтогенеза может быть подразделен на последовательные качественные этапы. Онтогенез может характеризоваться *прямым развитием или развитием путем метаморфоза*.

Особенности онтогенеза в разных группах. Формы проявления индивидуальности в живой природе разнообразны, неравноценны по содержанию и процесс онтогенеза у разных представителей прокариот, грибов, растений и животных.

С переходом к многоклеточности (Metazoa) онтогенез усложняется по форме и удлинняется во времени (рис. 14.1), но в процессе эволюции онтогенеза наблюдаются также случаи и упрощения развития, связанного с возникновением более совершенных способов реализации наследственной информации. В ходе эволюции у растений и животных возникают сложные циклы развития, каждая фаза которых приспособлена к определенным условиям среды. Иногда в процессе эволюции происходит вторичное упрощение жизненных циклов.

С упрощением жизненного цикла качественно меняется весь процесс онтогенетического развития. Одним из последствий упрощения жизненного цикла является переход от гаплоидной фазы развития к диплоидной и от развития с метаморфозом (например, у амфибий) к прямому развитию (у рептилий и других высших позвоночных). При прямом развитии новорожденное животное обладает всеми основными чертами организации взрослого существа. Развитие с метаморфозом идет через ряд личиночных стадий; из яйца выходит личинка, которая обретает черты взрослого животного путем сложного превращения. Переход от разви-

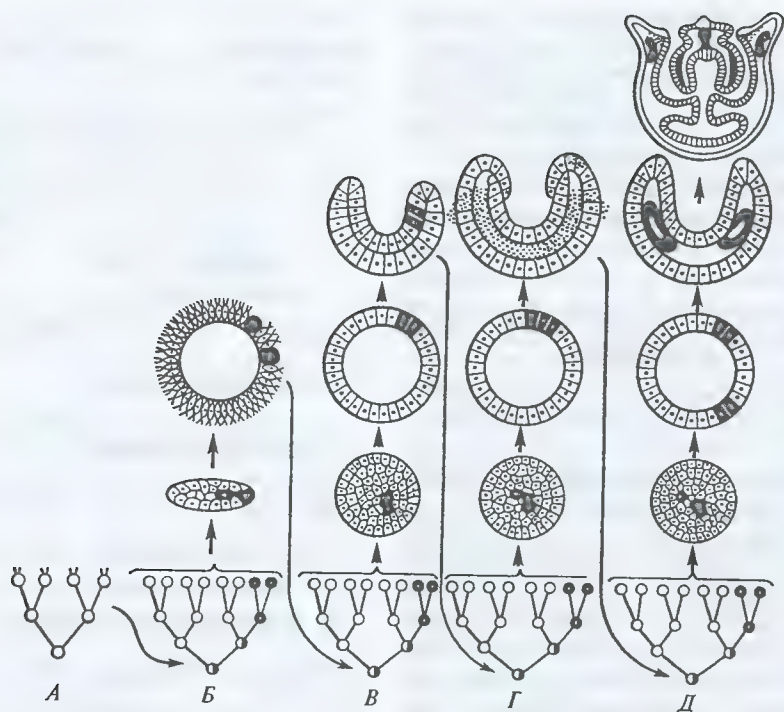


Рис. 14.1. Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции. А — размножение свободно живущих одноклеточных; Б — онтогенез колонии одноклеточных типа *Volvox* [происходит дифференцировка клеток на половые (черным) и соматические]; В — онтогенез многоклеточного организма типа гидры (прибавляются стадии бластулы и гаструлы); Г — онтогенез первичного двустороннесимметричного животного (прибавляется мезодерма); Д — онтогенез высшего двустороннесимметричного животного (по А.Н. Северцову, 1935)

тия путем метаморфоза к прямому развитию — один из важнейших итогов последних этапов эволюции жизни на Земле.

Специфичен онтогенез у растений. С одной стороны, в эмбриональном периоде у них слабо выражены дифференцировки, с другой — в ходе жизненного цикла происходит смена нескольких жизненных форм. У многолетних растений в онтогенезе чередуются малые и большие жизненные циклы, отличающиеся по продолжительности, морфологии и функционально. У некоторых растений между оплодотворением, образованием семян и их прорастанием существует разрыв; иногда эти фазы отделены друг от друга годами. Иногда развитие зародыша происходит под влиянием не материнского организма, а стенок спорангиев и спорофиллов. Оплодотворение идет на материнском растении, а развитие зародыша — вне его. Такое развитие, рассматриваемое как

примитивный тип, было характерно для лепидодендронов, каламитов, семенных папоротников (см. гл. 5). Оно встречается и у цветковых (например, у женьшеня, некоторых паразитических форм).

Несмотря на сложную расчлененность индивидуума у деревьев, кустарников и многолетних трав, по уровню организованности онтогенеза они уступают одно-, двулетним и эфемерным цветковым. У последних онтогенез протекает при строгой координации жизнедеятельности определенного числа органов. Процессы дифференциации и морфогенеза в их онтогенезе носят «взрывной» характер.

У растений онтогенез отличается большей лабильностью из-за слабого развития регуляторной системы (см. ниже). Онтогенез у растений в целом больше зависит от условий среды, чем у животных.

Общими чертами онтогенеза у разных организмов являются его запрограммированность, направленность его дифференцировок, последовательность смены программ развития под влиянием факторов среды (эпигенетические факторы).

Разнообразие онтогенеза у разных групп организмов (даже у представителей одного вида) свидетельствует об особой роли экологических факторов в стабилизации дифференцировок и жизненных циклов. Хотя отбор идет по целостному онтогенезу, отдельные его этапы выступают как необходимые предпосылки реализации всей программы и потока информации между поколениями.

У представителей разных царств, типов, классов онтогенез отличается и по масштабам дифференциации. У одноклеточных он примитивен в смысле сложности процессов дифференциации. У растений процессы дифференциации растянуты и не ограничены периодом эмбрионального развития (закладка метамерных органов у растений происходит в течение всего онтогенеза). У животных процессы дифференциации и органогенеза ограничены преимущественно эмбриональным периодом. Процессы гисто- и морфогенеза у растений протекают менее сложно и касаются меньшего числа органов и структур, чему животных.

Продолжительность онтогенеза. У представителей разных типов, классов, отрядов продолжительность онтогенеза — важная видовая особенность. *Ограничение продолжительности жизни* наступлением естественной смерти даже при наличии благоприятных внешних условий представляет собой *важный результат эволюции, позволяющий осуществлять смену поколений*. У одноклеточных онтогенез завершается с образованием дочерних клеток, смерть не фиксирована морфологически (и они в определенном смысле бессмертны). У грибов и растений старение разных органов идет неравномерно. У грибов сама «грибница» живет в субстрате долго (у лугового опенка (*Marasmius oreades*) — до 500 лет!). С другой стороны, среди грибов есть эфемерные организмы, живущие неделями и месяцами (*Clavaria gyromitra*). В табл. 14.1 приведены некоторые данные о продолжительности жизни

ряда растений. Растения так же довольно разнообразны по продолжительности жизни индивида, как и животные.

Т а б л и ц а 14.1. Продолжительность онтогенеза некоторых видов

Виды	Продолжительность онтогенеза
I. Царство предъядерных	
Цианеи	Несколько часов
II. Царство грибов	
Пенициллум (<i>Penicillium notatum</i>)	Несколько недель
Трутовик (<i>Fomes fomentarius</i>)	До 25 лет
Белый гриб (<i>Botulus botulus</i>)	Несколько лет
III. Царство растений	
Резушка (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	60—70 дней
Пшеница (<i>Triticum bulgare</i>)	Около 1 года
Виноград (<i>Vitis vinifera</i>)	80—100 лет
Яблоня (<i>Malus domestica</i>)	200 лет
Грецкий орех (<i>Juglans regia</i>)	300—400 лет
Липа (<i>Tilia grandifolia</i>)	1000 лет
Дуб (<i>Quercus robur</i>)	1200 лет
Кипарис (<i>Cupressus fastigiata</i>)	3000 лет
Мамонтово дерево (<i>Sequoia gigantea</i>)	5000 лет
IV. Царство животных	
Широкий лентец (<i>Diphylobothrium latum</i>)	До 29 лет
Муравей (<i>Formica fusca</i>)	До 7 лет
Пчела медоносная (<i>Apis mellifera</i>)	До 5 лет
Морской еж (<i>Echinus esculentus</i>)	До 8 лет
Сом (<i>Silurus glanis</i>)	До 60 лет

Виды	Продолжительность онтогенеза
Бычок (<i>Aphyu pellucida</i>)	1 год
Жаба обыкновенная (<i>Bufo bufo</i>)	До 36 лет
Черепаша (<i>Testudo simeiri</i>)	До 150 лет
Филин обыкновенный (<i>Bubo bubo</i>)	До 68 лет
Голубь сизый (<i>Columba livia</i>)	До 30 лет
Слон африканский (<i>Elephas maximus</i>)	До 60 лет
Гиббон (<i>Hylobates lar</i>)	До 32 лет

14.2. Онтогенетическая дифференцировка

Для онтогенеза характерно наличие последовательной дифференцировки. *Онтогенетической дифференцировкой называется процесс возникновения структурного и функционального разнообразия в ходе развития исходного зачатка и специализации образующихся при этом структур.* Дифференциация повышает устойчивость организма путем нарастания функционального разнообразия структур. Любые адаптации непосредственно (или опосредованно) связаны с онтогенетическими дифференцировками, выражаясь в том или ином изменении онтогенеза особей.

Онтогенетические дифференцировки легко наблюдаются при развитии оплодотворенной яйцеклетки (зиготы). В общих чертах у растений и животных можно различить несколько этапов онтогенеза: эмбриональный, период роста, период зрелости (размножения), период старости. Любой из указанных этапов, в свою очередь, может быть подразделен на более дробные стадии, которые отличаются спецификой проявления у разных видов. Так, самые ранние этапы развития у животных делятся на стадии 2, 4, 8, ..., 64 бластомеров, бластулы, гаструлы, нейрулы и т. д. Эмбриогенез у амфибий делится на зародышевый и личиночный

периоды, а у высших позвоночных — на зародышевый, предплодный и плодный периоды. У растений в эмбриональном развитии выделяются такие этапы, как предзародышевый, зародышевый и т. д.

Рассмотрим основные тенденции, проявляющиеся в ходе эволюции онтогенеза: целостность, эмбрионизация и автономизация.

14.3. Целостность и устойчивость онтогенеза

Особь всегда развивается как целое. *Структурная и функциональная целостность особи основана на взаимосвязи и взаимодействии онтогенетических дифференцировок.* Этапы онтогенетической дифференцировки взаимосвязаны и дополняют друг друга, предыдущие этапы служат основой для последующих. В ходе эволюции наблюдается интеграция организма — установление все более тесных динамических связей между его структурами. Этот принцип отчасти отражается и в ходе эмбриогенеза.

Особь в онтогенезе — не мозаика частей и органов, а специфически реагирующее целое (И.И. Шмальгаузен). Любой бластомер при сохранении связи с другими бластомерами развивается как часть целого. При разделении бластомеров на ранних стадиях они могут дать начало другим особям. По прошествии же нескольких делений функциональные связи между отдельными бластомерами настолько усложняются, что отдельно взятый бластомер уже не способен дать начало другому организму.

В процессе онтогенетической дифференциации частей между ними устанавливаются все новые и новые связи. Например, образование гаструлы у позвоночных приводит к формированию экто- и энтодермы, их активное взаимодействие дает начало нервной трубке, хорде и т. д.; последние, в свою очередь, играют роль индукторов при закладке других органов. Нарушение одного из звеньев дифференцировки приводит к дефектам в онтогенезе. Отсюда ясна необходимость протекания предыдущих этапов онтогенеза для реализации его последующих дифференцировок.

Естественный отбор, несомненно, способствует развитию фенотипов с более целостным онтогенезом — большей взаимозависимостью этапов развития. В целом *эволюция жизни сопровождалась постепенным усилением дифференциации и целостности онтогенеза* (И.И. Шмальгаузен). В связи с этим можно говорить не только об усилении целостности, но и об *увеличении устойчивости онтогенеза в ходе эволюции жизни*.

На примере изучения эмбриогенеза животных показано наличие у развивающегося зародыша как очень чувствительных, так и устойчивых периодов. Первые обычно совпадают с этапами «переключения» путей развития (П.Г. Светлов). Специфика разных этапов онтогенеза определяется *фенокритическими периодами* (Р. Гольдшмидт), *эпигенетическими кризами* (К. Уоддингтон) и *топологическими катастрофами* (Р. Том).

Для углубления представлений о целостности и устойчивости онтогенеза в индивидуальном и историческом развитии важное значение имеет рассмотрение роли корреляций и координаций в формообразовательных процессах. Наибольшее развитие учение о корреляциях и координациях получило в трудах И.И. Шмальгаузена.

Корреляции. *Наличие функциональной и структурной взаимозависимости между структурами развивающегося организма, при котором изменения в одних органах приводят к изменениям в других, называется корреляцией, а связи между такими органами — коррелятивными.*

Выявление корреляций позволяет понять особенности сопряженной эволюции органов (см. гл. 16).

Корреляции между органами проявляются в различных формах. Исходными в процессах индивидуального развития являются *геномные корреляции*, основанные на взаимодействии и сцеплении генов в гено-типе. Примеры геномных корреляций многочисленны: горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев и серую семенную кожуру; развитие короткого клюва у голубей (турман) сопровождается развитием оперения на ногах; окраска подсемидольного колена у семянцев яблони свя-

зана с окраской плодов; скороспелость у злаков — с низкой урожайностью и т. д. (см. также рис. 103). Подобные корреляции обуславливают сцепленное развитие многих признаков и тем самым объясняют возможность закрепления признаков, непосредственно не имеющих приспособительного значения (на что обращал внимание еще Ч. Дарвин).

Морфогенетические корреляции основаны на взаимодействии клеток или частей друг с другом в процессе их дифференциации в эмбриогенезе. Наличие взаимодействия развивающихся частей доказано опытами по пересадке участков развивающегося зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Так, Г. Шпеман на стадии гаструляции у зародышей тритонов (*Triturus vulgaris*) производил обменную пересадку двух участков эктодермы: кусочек медуллярной пластинки (из нее формируется нервная трубка) пересаживал в ту часть эктодермы, из которой в норме развивается кожа. Кусочек кожной эктодермы был пересажен в зону медуллярной пластинки. На развитие пересаженной ткани большое влияние оказывали окружающие клетки. Из кусочка эктодермы, пересаженного в полость гастролы (на месте медуллярной пластинки), дифференцировалась не кожа, а нервная трубка. Точно так же кусочек медуллярной пластинки, пересаженной в другую часть эктодермы, участвовал в образовании кожи, как и окружающие его клетки.

Значение морфогенетических корреляций для поддержания целостности можно видеть на примере взаимного влияния глазного бокала и хрусталика. Удаление первого у эмбрионов лягушек приводит к недоразвитию второго. Развитие центральной нервной системы у позвоночных происходит только при взаимодействии хорды и мезодермы.

Геномные и морфогенетические корреляции подвергаются шлифовке *эргонтическими* (от греч. ergon — работа) функциональными корреляциями. При эргонтических корреляциях устанавливаются функциональные зависимости между уже сформированными (дефинитивными) структурами. Например, нормальное развитие нервных центров и нервов положительно сказывается на развитии периферических органов, и, наоборот, удаление периферических

органов или их пересадка вызывают соответственно инволюцию или увеличение размеров определенных нервных центров. Развитие скелетных мышц неминусом сказывается на структуре костей скелета. Эргонические корреляции играют важную роль в развитии полноценного организма, дополняя формообразовательные процессы, основанные на геномных и морфогенетических корреляциях.

Вопрос о корреляциях в онтогенезе растений изучен сравнительно слабо. У растений выделяют обычно генетические и физиологические корреляции, которые подразделяются на много разных форм (Э. Синнот, А.Г. Юсуфов и др.). Корреляции в онтогенезе растений, как и у животных, регулируют процессы морфогенеза, способствуют стабилизации развития. Целостность организма растений и животных выражена по-разному, имеет неодинаковые уровни, регулируется разными системами (М.Х. Чайлахян).

Наличие разных форм корреляций, действующих взаимосвязанно, имеет большое значение для обеспечения онтогенетических дифференцировок. Эти корреляции, контролируя друг друга по результатам, обеспечивают нормальное протекание формообразовательных процессов в онтогенезе. Именно система корреляций определяет и судьбу мутаций. Любая мутация в той или иной степени оказывает влияние на формообразовательные процессы. Поэтому в процессе онтогенеза смогут реализоваться лишь те мутации, которые первоначально ведут к небольшой перестройке системы корреляций. Это наблюдается при мутационных изменениях, не ведущих к резкому нарушению морфогенетических корреляций.

Как развитие новых органов, так и редукция и рудиментация старых начинаются с нарушения процессов нормальной дифференцировки. Мутации, приводящие к задержке развития индуктора или преждевременному развитию реагирующей ткани, нарушая сложившиеся морфогенетические корреляции, отражаются на ходе дифференцировки органа.

Координации. Целостность организма предполагает согласованное изменение его органов и частей не только в онтогенезе (корреляции), но и в филогенезе. *Сопряженное изменение органов в историче-*

ском развитии называется координациями.

Координации делятся на топографические, динамические и биологические (И.И. Шмальгаузен).

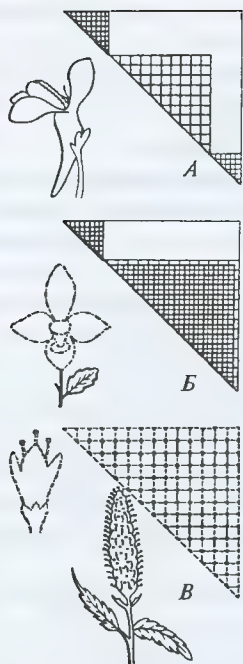
Топографические координации — пространственные связи органов, согласованно меняющихся в процессе филогенеза, но не объединенных единой функцией (А.Н. Северцов).

К этому типу относится, например, соотношение размеров и расположения органов в полости тела.

Динамические координации — изменение в процессе филогенеза функционально связанных между собой органов и их систем. Так развивались в процессе эволюции, например, связи между рецепторами и соответствующими центрами нервной системы.

Биологические координации — эволюционные изменения в органах, непосредственно не связанных между собой корреляциями. Но тем не менее отбор ведет к их согласованному изменению ввиду важности для обеспечения жизни организма. Например, развитие клыков у хищников координировано с развитием височной мышцы и образованием челюстного сустава. Приспособительное значение таких согласованных изменений для питания определенной пищей не вызывает сомнения. У животных, передвигающихся на четырех ногах, наблюдается соответствие между длиной передних и задних конечностей, между длиной конечностей и длиной шеи, что важно для передвижения и добывания пищи. У змей одновременно с редукцией конечностей произошло удлинение тела (приспособление к передвижению). У китообразных редукция волосного покрова привела к развитию подкожного слоя жира (приспособление к терморегуляции в водной среде). Биологические координации разнообразны, и с изменением условий среды одни из них разрушаются, а другие складываются заново.

В результате действия отбора могут устанавливаться любые соотношения между отдельными частями организма. Л.Д. Колосовой изучены корреляционные связи 20 признаков у видов льнянок (*Linaria*) и вероник (*Veronica*) (рис. 14.2). Изученные признаки касаются размеров следующих



Р и с. 14.2. Корреляционные связи 20 признаков у льнянки (*Linaria vulgaris*, А) и двух видов вероники (*Veronica Krylovii*, Б и *V. longifolia*, В). Пример разностороннего действия естественного отбора на онтогенез. См. текст (рис. Л.Д. Колосовой)

частей растения: стебля, листьев, соцветия, частей чашечки, венчика, тычинок и пестика. Оказалось, что скоррелированность изученных признаков зависит от особенностей опыления.

У льнянки обыкновенной (*L. vulgaris*) — специфического энтомофила — самостоятельные корреляционные плеяды образуют размеры частей околоцветника, тычинки, пестика и пыльников. В плеяды вовлечены только те части цветка, которые обеспечивают непосредственный контакт между цветком и насекомым-опылителем. Независимость частей цветка от условий произрастания и от размеров других органов растения у специфических энтомофилов — результат действия стабилизирующего отбора, осуществляемого насекомыми-опылителями.

Примером неспецифического энтомофила, способного опыляться и ветром, мо-

жет быть вероника Крылова (*V. Krylovii*). У этого вида все размеры частей чашечки, венчика, тычинок и пестика скоррелированы между собой (штриховка) и, кроме того, встречаются единичные связи с общими размерами растения (на рисунке изображены точки).

Возможна третья ситуация, когда в качестве «единицы опыления» выступает не отдельный цветок, а все соцветия в целом — это как бы шаг в направлении возникновения сложного цветка. Такова вероника длиннолистная (*V. longifolia*), у которой мелкие длиннотрубчатые цветки собраны в длинные и плотные соцветия. У таких видов жесткие корреляции частей отдельных цветков (и их стабильность) с посещающими насекомыми становятся жизненно важными и существует скоррелированность всех признаков растения.

Координации и корреляции связаны между собой: последние служат основой для первых. Корреляции касаются морфофизиологических взаимозависимостей формообразования в индивидуальном развитии, тогда как координации складываются исторически как приспособительная норма вида. Эволюция системы корреляции приводит к усилению целостности особи в историческом развитии.

14.4. Эмбрионизация онтогенеза

Эмбрионизация онтогенеза — это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению части стадий развития под защитой материнского тела или специальных (семенных или яйцевых) оболочек. Эмбриональное развитие — не изначальное свойство живого, а результат эволюции. Эмбрионизация при этом отражает тенденцию развития все усложняющегося зародыша в более защищенной и постоянной внутренней среде (табл. 14.2). При этом имеет место конвергенция функций в онтогенезе животных и растений — результат сходно направленного действия отбора (А.А. Захваткин).

В приспособительном значении эмбрионизации можно убедиться на примере эволюции разных типов эмбрионального развития у животных: первично-личиночного, неличиночного и вторично-личиночного. Ис-

Т а б л и ц а 14.2. Изменения, связанные с эмбрионизацией онтогенеза у животных и растений

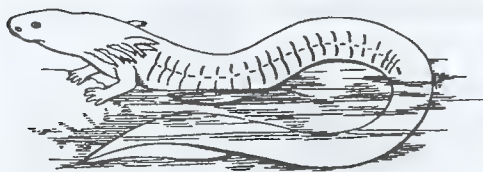
Признаки эмбрионизации	Животные	Растения
Защита зародыша	Формирование яйцевых оболочек, снабжение яиц запасами пищи, замена мелких яиц крупными	Формирование семенной кожуры, снабжение вегетативного зачатка и зародыша питанием, замена мелких семян крупными
Забота о потомстве	Насиживание яиц, вынашивание детенышей, строительство гнезд, передача индивидуального опыта потомству и т.д.	Защита семени завязью (будущим плодом), развитие вегетативного зачатка под «опекуном» материнского организма
Упрощение циклов развития	Переход от развития с метаморфозом к прямому развитию, неотения	Ускорение жизненного цикла, неотения
Усиление роли внутренней среды	Возникновение плацентарности, амниона, аллантоиса, живорождения	Переход к развитию зиготы в зародышевом мешке, «живорождение»

ходным в эволюции является первично-личиночный тип развития, характерный для животных, откладывающих мелкие яйца с небольшим запасом желтка (кишечнополостные, губки, полихеты, ракообразные, пресноводные костистые рыбы, амфибии). Личинка у этих животных свободная и может существовать самостоятельно. При переходе к образованию крупных яиц, содержащих больше желтка, личиночный тип сменяется неличиночным развитием (головонogie моллюски, акулы, миксины, некоторые земноводные, рептилии, птицы, яйцекладущие млекопитающие и др.). При неличиночном развитии зародыш долгое время находится под защитой яйцевых оболочек, потребляя запасы пищи из яйца. В приспособлении позвоночных к наземным условиям большое значение имел переход к неличиночному развитию. У рептилий и птиц по сравнению с амфибиями эмбрионизация онтогенеза усиливается за счет добавления плодного периода и приводит к освобождению начальных стадий развития от водной среды путем создания необходимых условий для развития зародыша в яйце. Запасы пищи в яйце (белки и жиры) увеличиваются, формируются амнион, желточный мешочек, аллантоис, хорион-сероза, изменяются способ дробления и тип эмбриогенеза. Все это определяет возможность развития яиц на суше и выход из них особи, сразу способной к активной самостоятельной жизни.

В условиях, когда зародыш развивается в теле другого вида (*паразитизм*) или

матери, отбор идет в направлении измельчения яиц и возникновения вторично-личиночного типа развития (пиявки, дождевые черви, жуки, муравьи, скорпионы, сальпы, сумчатые и плацентарные млекопитающие). Вторично-личиночный тип отличается от первично-личиночного большей независимостью от среды по способу питания, в том числе и возможностью утилизации разнообразных продуктов питания. У цветковых паразитов наблюдается своеобразная редукция зародыша и семян (*деэмбрионизация*). Из-за узкой специализации зародыш у них выполняет только функцию присоски-внедрения в тело хозяина.

В целом эмбрионизация онтогенеза сопровождается у растений и животных многими изменениями и приводит к усилению роли внутренней среды в развитии зародыша и эмансипации его от внешней среды. Одно из важных результатов эмбрионизации — снабжение зародыша необходимой пищей и достижение быстрого его развития. В связи с защищенностью зародыша при усилении эмбрионизации отбор идет на уменьшение числа яиц и зародышей, повышение выживаемости зародышей. Высшим этапом эмбрионизации является живорождение, связанное с плацентацией и вскармливанием детенышей молоком. В силу возрастания защищенности зародыша и усиления системы морфогенетических корреляций эмбриональное развитие у млекопитающих делается особенно консервативным по сравнению с таковым других животных



Р и с. 14.3. Постоянножаберная амфибия большой сирен (*Siren lacertina*) живет только в водной среде, утратив способность к метаморфозу. Пример неотении (по И.И. Шмальгаузену, 1969)

(включая рептилий и птиц). Консервативность эмбриональных стадий, видимо, обезвреживает эффект малых мутаций, а при возникновении мутаций, выходящих за пределы допустимых пороговых уровней, способствует элиминации их носителей. Так, эмбрионизация способствует усилению целостности онтогенеза в эволюции, явлениям неотении и фетализации.

Неотения. Возникшая в ходе эволюции способность к размножению на ранних (личиночных) стадиях онтогенеза называется неотенией¹. Для неотенических форм характерно преждевременное созревание (акселерация). Особи, достигающие половой зрелости, сохраняют при этом ювенильный облик.

Неотения бывает *постоянной* и *факультативной*. У обыкновенного аксолотля (*Ambystoma mexicanum*) личинки, не претерпевая метаморфоза, становятся половозрелыми. Они всю жизнь могут сохранять наружные жабры и хвостовой плавник, хотя аксолотль еще не потерял способности к метаморфозу. У постоянно-жаберных амфибий, в том числе у большого сирена (*Siren lacertina*), способность к метаморфозу полностью утрачена и половозрелость всегда наступает в личиночной стадии (рис. 14.3), что закреплено наследственно.

Неотения могла играть важную роль в эволюции крупных систематических групп (Р. Гарстанг, Г. де Бир). Предполагается, что через неотению путем педоморфоза насекомые произошли от личинок многоножек, разные группы травянистых расте-

ний — от древовидных. Происхождение части травянистых растений путем неотении не вызывает сомнения. Однолетние травы возникли путем ярусной неотении (А.Л. Тахтаджян), т. е. путем выпадения стадии верхних ярусов и передачи функции размножения нижним (первоначально ювенильным) ярусам древовидных форм. У трав ювенильные признаки деревьев закреплены как дефинитивные (окончательные). Среди примитивных покрытосеменных (*Magnoliales*, *Trochodendrales*) травянистые формы встречаются редко, тогда как в филогенетически молодых ветвях (*Asterales*, *Lamiales*, *Poales*) — это господствующие формы.

Смена древесной растительности травянистой имела исключительное значение для образования почвы. Мощная корневая система деревьев первично обеспечивала включение в биологический круговорот минеральных веществ материнских пород и делала их доступным для трав. Значение трав состоит в накоплении органики и живого вещества на земной поверхности. С появлением трав возрастают *сумма жизни* и *размеры биологического круговорота веществ* — экосистемы становятся более стабильными и замкнутыми (см. гл. 19).

Важным эволюционным последствием неотении является «снятие» результатов узкой *специализации*. При неотении происходит утрата более специализированных поздних этапов онтогенеза. Другое эволюционное последствие неотении — сокращение времени, необходимого для смены поколений. У неотенических форм за тот же отрезок астрономического времени может смениться большее число поколений, т. е. убыстриться биологическое время.

И ускорение смены поколений, и деспециализация, которые могут происходить при неотении, облегчают образование новых приспособлений при изменяющихся условиях среды. Следовательно, неотения способствует повышению эволюционной пластичности группы. Акселерация может быть результатом не только неотении. В эволюции растений акселерация связана с возникновением на побегах придаточных корней, потерей связей у ветвей с материнским организмом и дезэмбрионизацией у паразитических форм. Следовательно, один и тот

¹ Часто в этот круг явлений включаются *педоморфоз*, *прогенез* (формирование дефинитивных признаков на все более ранних стадиях).

же результат в эволюции может быть достигнут разными путями.

Фетализация (от лат. *fetus* — зародыш) — способ эволюционных изменений организмов, характеризующийся замедлением темпов онтогенеза отдельных органов или их систем и в результате этого сохранением у взрослого организма эмбрионального состояния соответствующих признаков. Например, сохранение эмбриональной скелетной ткани (хряща) в скелете земноводных, хрящевых рыб и круглоротых, преобладание мозговой коробки над челюстным отделом в голове человека. По предположению К. Лоренца, именно фетализация поведения, сохранение инфантильных черт в поведении у предков домашних животных сделало возможным их приручение человеком.

По аналогии с фетализацией, вероятно, можно выделить и такую эволюционную особенность онтогенеза в некоторых группах, как *адультизация* (от лат. *adultus* — взрослый) — возникновение дефинитивных черт на ранних стадиях онтогенеза. Примером этого может служить опережающее формирование к моменту родов ушной кости и всей слуховой системы по сравнению с остальными органами чувств у ластоногих (см. рис. 6.22).

Итак, один из важнейших результатов эволюции онтогенеза — усиление эмбрионизации. Оно привело к большей защите и интенсификации процессов размножения, стабилизации развития. Но еще большую устойчивость процесс развития получает при автономизации онтогенеза.

14.5. Автономизация — главное направление эволюции онтогенеза

В процессе эволюции онтогенеза происходит возникновение разнообразных регуляторных механизмов и повышение устойчивости онтогенетического развития в целом. Наблюдается постепенное сокращение детерминирующей роли физико-химических факторов внешней среды в индивидуальном развитии. Постоянно повторяющиеся факторы среды из факторов, детерминирующих

развитие, превращаются в условия нормального развития. Организм постепенно «освобождается» от влияния случайных и кратковременных изменений среды; в процессе эволюции он становится все более автономным, внешние факторы его развития заменяются внутренними.

Повышение устойчивости индивидуального развития делает его независимым от разрушающих влияний внешней среды. Процесс сокращения детерминирующего значения физико-химических факторов внешней среды, ведущий к возникновению относительной устойчивости развития, называется автономизацией онтогенеза в ходе эволюции (И.И. Шмальгаузен)¹.

Автономизация онтогенеза выявляется и в сохранении способности к нормальному развитию у теплокровных животных при широких колебаниях температуры. Нечто сходное есть и в развитии растений. У птицемлечника Воронова (*Ornithogalum woronowii*) и безвременника веселого (*Colchicum laetum*) закладка зачатков цветков в естественных условиях обычно наступает при температуре почвы 25—20 °С. Однако этот процесс может протекать и при значительных отклонениях температуры от оптимума.

Часто для реализации в онтогенезе унаследованной программы требуется наличие лишь минимума внешних условий. Так, образование хлорофилла у растений идет при коротких световых вспышках, а индукция цветения наступает при наличии минимума благоприятных условий (фотопериод, низкие температуры, минеральное питание).

Механизм индивидуального развития, зависимый от минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к разворачиванию формообразования, называется авторегуляторным механизмом развития (И.И. Шмальгаузен).

При авторегуляторном развитии роль большинства изменений внешних условий

¹ Стабилизацию процессов индивидуального развития и снижение чувствительности фенотипа к разнообразным помехам развития, т.е. процесс автономизации онтогенеза, К. Уолдингтон назвал канализацией онтогенеза (см. ниже)

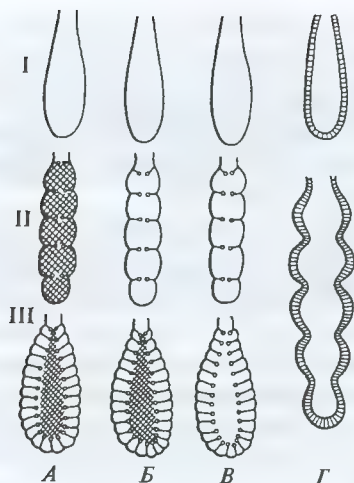


Рис. 14.4. Пример автономизации онтогенеза — развитие легких в разных группах позвоночных: А — у аксолотля (*Ambystoma*); Б — у чесночницы (*Pelobates*); В — у жабы (*Bufo*); Г — у ящерицы (*Lacerta*). I—III — стадии развития. Двойной штриховкой показаны части легкого, дифференцирующиеся лишь под влиянием дыхания. Видно, что у жабы и ящерицы дифференцировка идет до начала функционирования (по А.А. Машковцеву, 1936)

сводится к «пуску» внутренних механизмов морфогенеза. Это происходит в тех случаях, когда отбор эволюционно-длительное время бывает направлен на установление связи развития организма с частыми колебаниями физических условий среды. С появлением авторегуляции устойчивость онтогенеза в целом возрастает и он может протекать даже при относительно неблагоприятных условиях.

В идеальном случае автономизация онтогенеза сопровождается полной заменой внешних факторов развития внутренними. Примером может служить процесс развития легких у позвоночных (рис. 14.4). У аксолотля респираторная часть легкого развивается после растяжения легочных мешочков воздухом, т. е. после начала атмосферного дыхания. У личинок лягушек до начала воздушного дыхания имеет место первичная фрагментация ткани легкого. У более приспособленных к наземным условиям жаб до периода воздушного дыхания респираторная структура развивается еще сильнее, чем у лягушек. У рептилий и млекопитающих легочные структуры

формируются еще на более ранних стадиях эмбриогенеза задолго до их функционирования.

Эволюция регуляторных механизмов онтогенеза. В процессе эволюции регуляторные механизмы индивидуального развития меняются и совершенствуются. На высших ступенях эволюционной лестницы процесс онтогенеза достигает максимальной устойчивости, и это служит важным приспособлением к нивелировке влияний случайных и кратковременных изменений факторов среды.

Есть принципиальные различия в онтогенетическом развитии крупных групп организмов. Так, онтогенез членистоногих, моллюсков и кольчатых червей идет по *детерминированному типу*, когда судьба каждой клетки (включая число будущих делений) начиная с первых blastomeres жестко предопределена структурными генами. При *регуляторном типе* онтогенеза у хордовых такого предопределения нет, развитие на каждом этапе регулируется небольшим числом «пусковых» регуляторных генов (Н.Н. Воронцов).

Онтогенез разворачивается по генетической программе, по принципу прямой (от ядра к дифференцирующимся структурам) и обратной информации. Такое развитие называется *самонастраивающимся* (И.И. Шмальгаузен). Оно, с одной стороны, — результат, а с другой — основа автономизации онтогенеза и стабилизации его морфогенетических процессов.

Автономизация чаще всего связана с усилением роли внутренней среды, возникновением регуляторных механизмов. Одним из выражений ее является способность организма поддерживать *гомеостаз*¹. Явления гомеостаза хорошо изучены у животных, и их значение для обеспечения нормального онтогенеза велико. У растений также выражен гомеостаз. Лабильность отдельно взятого звена в цепи сложных процессов развития (в том числе на молекулярном уровне) не приводит к преобразованию или заметному нарушению деятельности всей системы в целом. Например, при нару-

¹ Гомеостаз — способность биологических систем поддерживать постоянство. Длительное поддержание в процессе эволюции гомеостаза — *гомеорез* (К. Уоддингтон).

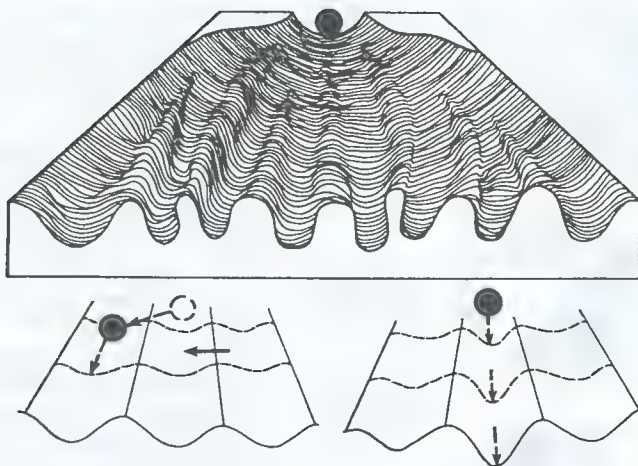


Рис. 14.5. Эпигенетический ландшафт. Шарик на вершине — клетка, долины — возможные пути развития в онтогенезе — *креоды* (по К. Уоддингтону, 1966; из Р. Рэфф и Т. Коффен, 1986)

Сплошная стрелка — возникающие в среде возмущения, прерывистая — путь развития клетки. В результате отбора одии из креодов получает преимущество — канал углубляется (в чреде поколений), происходит канализация развития

шении фосфорного и азотного питания у растений «срабатывают» альтернативные пути синтеза, ведущие к устранению отрицательных последствий минерального голодания. Подобные примеры, которых можно привести много, показывают значение регуляции в онтогенезе.

Конкретные пути эволюции регуляторных механизмов в большинстве групп пока изучены недостаточно, однако сам факт эволюции этих механизмов не вызывает сомнения. Напомним, что усиление регуляции онтогенеза — важный принцип эволюции на всех уровнях.

По одной из гипотез (К. Уоддингтон), фенотип может быть представлен в виде *эпигенетической траектории*, ведущей от яйца до взрослого организма. Но это не «прямой как стрела» путь развития, а самый сложный процесс, на который влияют как внутренние факторы (в первую очередь взаимодействие генов и их комплексов, гормонов, а также взаимодействие развивающихся частей организма), так и разнообразные внешние факторы (рис. 14.5). Эпигенетическая траектория целой особи складывается из множества частных траекторий, определяющих появление тех или иных конкретных дефинитивных морфологических признаков и свойств. Эти траектории не независимы друг от друга,

хотя каждая и обладает определенной степенью автономности и канализованности. Канализованная траектория, которая «притягивает» близлежащие траектории, называется *креодом* (К. Уоддингтон).

Развитие в креоде можно представить в виде мяча, движущегося вниз по наклонной поверхности. Средовые и генетические (мутации) воздействия стремятся отклонить мяч от прямолинейной траектории. Но степень отклонения у разных организмов окажется неодинаковой ввиду различий в числе возможных каналов. Поэтому не всякое средовое влияние в состоянии перевести движения мячика в соседний канал, где существует генетический потенциал в «менее предпочтительном» виде. Возможен отбор канала такого развития, особенно при амплификации соответствующих мутаций.

Взаимодействие креодов, сложность и глубина которого только начинают проявляться, ведет к канализации (автономизации) всего процесса онтогенеза. Главный действующий агент при этом — естественный отбор, выступающий в виде *канализирующего отбора*, который определяет возникновение «стандартного» фенотипа в самых разнообразных, колеблющихся условиях внутренней и внешней среды.

Автономизация и регуляция онтогенеза — разные, хотя и тесно взаимосвязанные феномены эволюции. Они могли возникнуть

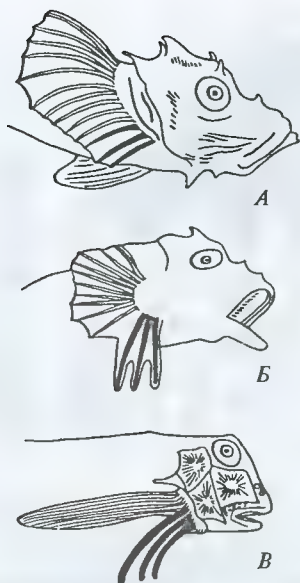


Рис. 14.6. Пример анаболии. Развитие грудных плавников морского петуха (*Trigla lucerna*); А — крупный малек с плавниками типичного для бычков строения (все лучи соединены перепонкой); Б — более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых лучей; В — взрослая рыба с тремя пальцеобразными придатками в передней части плавника (по А.Н. Северцову, 1939)

в ходе эволюционного процесса лишь потому, что существует возможность наследственных изменений процессов онтогенеза. Эти наследственные изменения онтогенеза, по существу, являются элементарным эволюционным материалом (см. гл. 8, 9) и служат основой перестройки филогенеза любого масштаба.

14.6. Онтогенез — основа филогенеза

Вопрос о том, когда в онтогенезе происходят изменения, оказывающие влияние на филогенез, — один из классических в эволюционном учении. Онтогенез — основа филогенеза уже по той причине, что именно индивидуальные онтогенезы (особи) — объект действия естественного отбора. Эволюционные изменения, которые аккумулируют мелкие видовые адаптации и связанные с

устойчивым изменением хода онтогенеза отдельных особей, принято называть филэмбриогенезами. Филэмбриогенез — эволюционные изменения хода онтогенеза (А.Н. Северцов).

Эволюционные изменения в онтогенезе могут происходить на ранних, средних и поздних стадиях развития: *архаллаксисы* (от греч. arche — начало, allaxis — изменение), *девиации* (от позднелат. deviatio — отклонение) и *анаболии* (от греч. anabole — подъем).

Анаболия — эволюционное изменение формообразования на поздних стадиях развития (А.Н. Северцов). Такие изменения («надставки») широко распространены в онтогенезе и ведут к удлинению развития какого-либо органа или структуры. С каждой новой анаболией прежние конечные стадии развития как бы передвигаются в глубь онтогенеза. Например, изменения в строении скелета позвоночных, дифференцировке мышц и в распределении кровеносных сосудов связаны с надставками на поздних стадиях развития. Так, грудные плавники у морского петуха (*Trigla*) вначале развиваются, как и у других близких видов рыб, а затем происходит анаболия — передние три луча разрастаются и отрастают как пальцеобразные придатки (рис. 14.6).

Анаболии встречаются и у растений. Так, например, полагают, что крыловидные выросты у семян многих растений образовались как анаболии, связанные с возобновлением роста тканей завязи или чашелистиков на конечных стадиях формирования семян. Возможно, что плодовые тела у грибов появляются в эволюции, как надставка развития для лучшего распространения спор.

Анаболия приводит к возникновению новых эволюционных дифференцировок конечных стадий онтогенеза.

Девияция — эволюционное уклонение в развитии органа на средних стадиях его формирования (А.Н. Северцов). Примером девииции служит развитие чешуй у акул и рептилий (рис. 14.7). Закладка чешуй у тех и других начинается с местного уплотнения нижнего слоя эпидермиса и скопления под ним соединительной ткани в виде сосочка. У акул сосочек по мере роста на средних стадиях эмбриогенеза образует зубец чешуи. В дальнейшем поверх-

ность сосочка покрывается костным веществом, выделяемым сосочком. У рептилий же после скопления соединительной ткани под эпидермисом на средних стадиях эмбриогенеза происходит девиация — начинается процесс не окостеневания, а ороговения чешуй (приспособление к наземным условиям). Вероятно, клубни и луковицы у растений сформировались также путем девиации из первичной эмбриональной почки.

Архаллаксис — эволюционное изменение начальных стадий формообразовательных процессов или изменения самих зачатков органов. При этом наблюдается коренная перестройка в развитии органа, отклонение в развитии предков и потомков с самого начала (см. рис. 14.7). Например, увеличение числа позвонков у змей, лучей плавников у некоторых видов рыб, числа зубов у зубатых китов — результат изменения числа зачатков на начальных стадиях развития.

У растений путем архаллаксисов шло, например, превращение двудольного зародыша в однодольный. Архаллаксисы вызывают заметную перестройку системы корреляций в онтогенезе. Вероятно, по этой причине они встречаются в филогенезе реже, чем другие способы эмбриональных изменений.

Выделение указанных способов (модусов) онтогенетических изменений в значительной мере условно, так как они связаны взаимопереходами.

Процесс превращения «мутаций в адаптации», идущий под контролем естественного отбора, затрагивает все стадии индивидуального развития. В ходе эволюции отбираются онтогенезы, достаточно приспособленные на всех этапах развития. Другими словами, адаптационная ценность любой мутации проверяется на всех стадиях онтогенеза по ее влиянию на общий ход процессов формообразования. Формообразовательные процессы оказываются менее нарушенными при малых генных мутациях. Мутации, как показывают наблюдения, могут изменить любую из стадий эмбриогенеза. Поэтому эволюционные изменения в онтогенезе также могут возникать на любых этапах.

Еще Э. Геккель (1866—1874) показал, что изменения в онтогенезе в процессе эво-

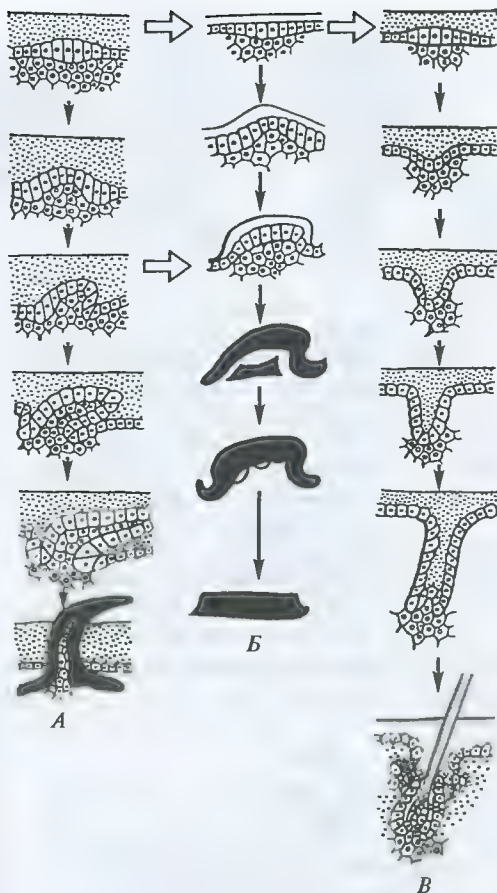


Рис. 14.7. Пример девиации и архаллаксиса. Развитие костных чешуй и волос: А — костная чешуя рыб; Б — роговая чешуя рептилий; В — волос млекопитающего. Одинарные стрелки — анаболия, от А к Б — девиация, от Б к В — архаллаксис. При возникновении волоса группа исходных эпидермальных клеток не выпячивается, а опускается в кожу, в дальнейшем все развитие зачатка не повторяет филогенетического развития чешуи (по А.Н. Северцову, 1939)

люции могут возникать посредством *гетерохроний* (смещение времени закладки того или иного органа или структуры; *акцелерация* — убыстрение, *ретардация* — замедление или запаздывание закладки) и *гетеротопий* (топографические смещения места закладки структуры). В качестве примеров гетеротопий можно указать на изменение места закладки легких и плавательного пузыря у позвоночных, которые первично возникли из выростов, лежащих по бокам

кишечника; у потомков легкие переместились на брюшную, а плавательный пузырь — на спинную сторону кишечника.

Тщательные исследования ряда форм показали, что прогрессирующие органы закладываются рано и развиваются быстрее и, наоборот, органы, исчезающие в процессе эволюции, развиваются все медленнее, а закладка их отодвигается на более поздние стадии онтогенеза. Обычно органы, которые закладываются в онтогенезе позже, исчезают при филогенетической редукции раньше.

Учение о *филэмбриогенезах* (А.Н. Северцов) подчеркивает важность изменений хода онтогенеза для филогенеза. Изменения на разных стадиях онтогенеза могут различаться по характеру и масштабам вызываемых ими эволюционных преобразований.

На каких бы стадиях ни происходили эволюционные изменения, в онтогенезе обычно наблюдается известное повторение (*рекапитуляция*) развития предков (К. Бэр, Ч. Дарвин). Это результат филогенетической обусловленности индивидуального развития.

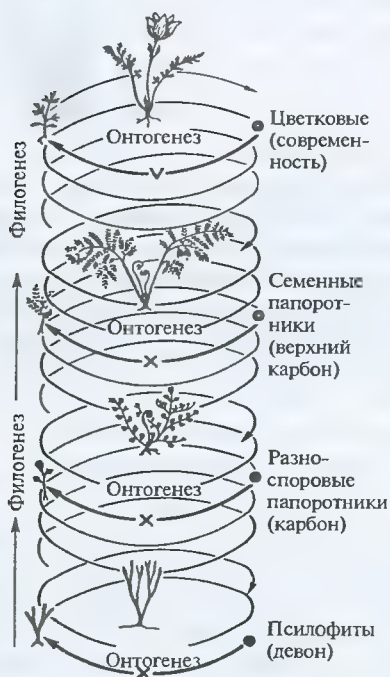


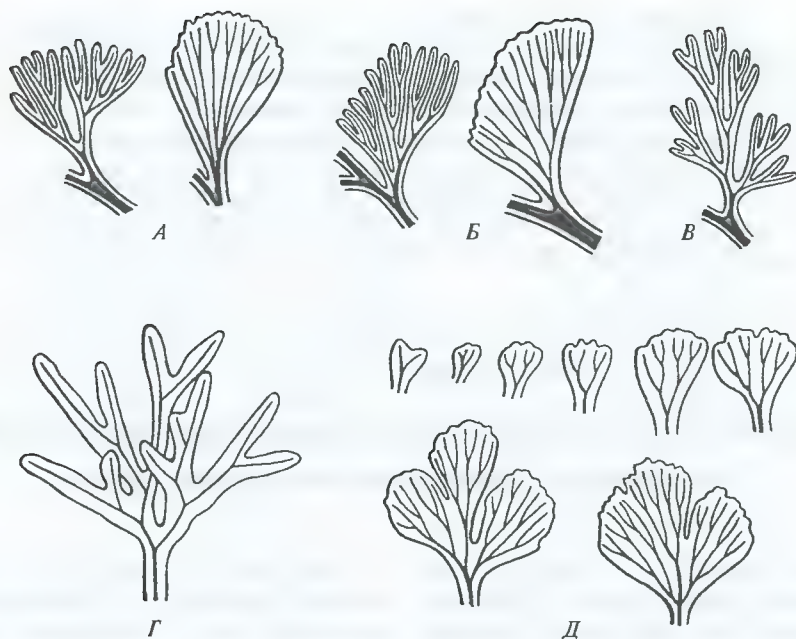
Рис. 14.8. Схема соотношения онто- и филогенеза на примере развития цветковых растений (по В. Циммерману, 1966)

14.7. Учение о рекапитуляции

Онтогенез — не только *предпосылка* филогенетического развития, но и его *результат*. По этой причине изучение путей эволюционного процесса у современных животных и растений возможно путем анализа особенностей их эмбрионального развития (см. гл. 6).

Изменения группы в филогенезе возникают лишь посредством преобразований в онтогенезе. Обычно эти изменения индивидуального развития касаются поздних стадий развития. Самые же ранние стадии сохраняют значительное сходство с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм — гласит *закон зародышевого сходства* К.М. Бэра. Таким образом, как уже указывалось в гл. 6, процесс онтогенеза представляет собой известное повторение (*рекапитуляцию*) многих черт строения предковых форм: на ранних стадиях развития — более отдаленных предков (или более отдаленных современных родственных форм), на более поздних стадиях развития — более близких или более родственных современных форм (рис. 6.21, 14.9). Зародыш человека на ранних стадиях развития похож на зародыш рыб, амфибий (вплоть до развития образований, напоминающих жаберные щели рыб), на более поздних стадиях развития — на зародышей других млекопитающих, на самых поздних стадиях — на плод человекообразных обезьян. Эта эмпирическая закономерность — основа учения о рекапитуляции и *биогенетического закона* (Э. Геккель, 1866).

Однако в онтогенезе наблюдается не такая строгая последовательность повторения этапов исторического развития, как это следует из биоенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, амфибий и рептилий, а сходен только с их зародышами. Ранние стадии эмбриогенеза отличаются консервативностью, что обеспечивает сохранение значительного сходства зародышей филогенетически далеких, но родственных форм. Возможность сохранения в эмбриональном развитии предковых структур определяется тем, что они играют прямую или косвенную роль при формообразовании в онтогенезе.



Р и с. 14.9. Пример рекапитуляции у растений. Повторение строения листьев, характерного для вымерших папоротников, у современных форм папоротников. А, Б, В — листья палеозойских папоротников; Г, Д — первичные листья современных папоротников двух родов (по И.И. Шмальгаузену, 1968)

Так, хорда сохранилась не ради рекапитуляции, а служит индуктором формообразования развивающегося зародыша. Предпочка у птиц играет такую же роль в закладке настоящих почек.

Учение о рекапитуляции разработано в основном применительно к морфологическим особенностям животных. В целом у растений рекапитуляция слабо проявляется из-за ограниченности эмбриональных дифференцировок (Б.М. Козо-Полянский). Ранее (см. гл. 6) приводились примеры физиологических рекапитуляций: в онтогенезе растений и животных встречаются общие метаболические особенности, как бы повторяющие первичные стадии развития жизни

на Земле (гетеротрофное питание, анаэробное дыхание, темновая фиксация CO_2). У растений в соответствии с эволюционной последовательностью в онтогенезе сменяется кутикулярная транспирация на устьичную. Система регуляций у растений (ионная, трофическая, гормональная) в онтогенезе формируется в той последовательности, в какой она возникла в филогенезе. Это лишь немногие примеры функциональных рекапитуляций.

Несмотря на ограничения, учение о рекапитуляции остается одним из крупнейших теоретических обобщений, касающихся эволюции онтогенеза в целом, и действенным методом филогенетических исследований.

В основе макроэволюционных изменений онтогенеза лежит объективно наблюдаемая постоянная изменчивость всех особенностей индивидуального развития. Если эти изменения не влияют на жизнеспособность нового организма отрицательно, они могут либо проявиться в последующих поколениях, либо «скрыться» в гетерозиготном состоянии на неопределенно долгий срок.

Следовательно, в основе макроэволюционных изменений онтогенетического развития лежат уже известные нам микроэволюционные процессы внутривидового уровня.

Основные тенденции эволюции онтогенеза — прогрессивное нарастание сложности и интегрированности в развитии, увеличивающее целостность индивида, и автономизация (канализация) онтогенеза. На этом пути могут происходить усложнения и упрощения развития, эмбрионизация или любые другие изменения хода онтогенеза.

ГЛАВА 15

Эволюция филогенетических групп

Данные систематики, палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, молекулярной биологии и других биологических дисциплин дают возможность с большой точностью восстанавливать ход эволюционного процесса на любых уровнях выше вида. Совокупность этих данных составляет основу филогенетики — дисциплины, посвященной выяснению особенностей эволюции крупных групп органического мира. Сопоставление хода эволюционного процесса в разных группах, при неодинаковых условиях внешней среды, в разном биотическом и абиотическом окружении и т. п. позволяет выделять общие, характерные для большинства групп особенности исторического развития. Все особенности эволюции групп были выяснены при изучении фенотипов — морфофизиологических особенностей особей. В 80-х гг. XX в. началась работа по сопоставлению этих данных с данными, полученными на молекулярно-генетическом уровне.

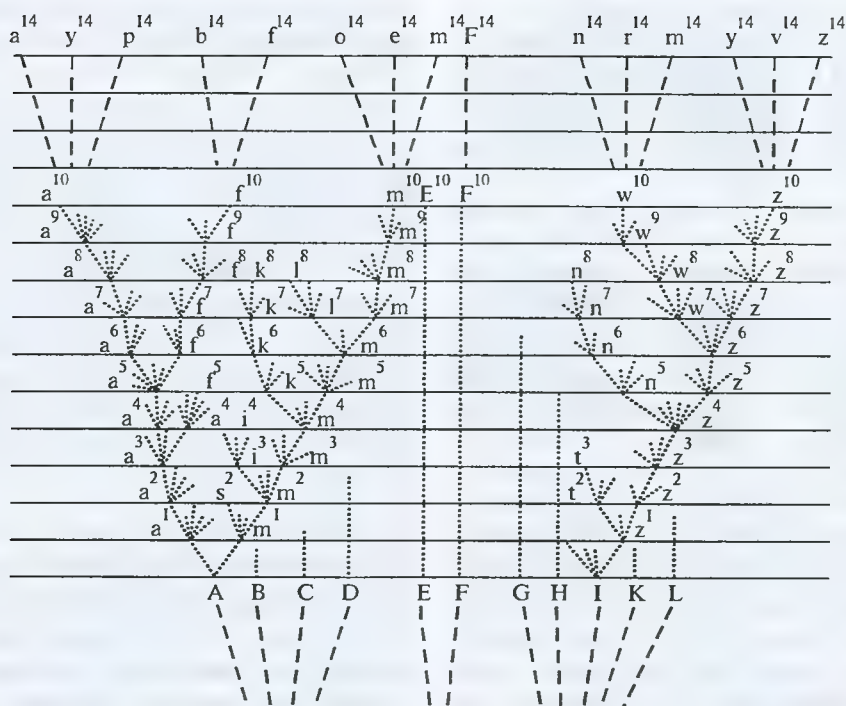
15.1. Первичные формы филогенеза

Среди форм филогенеза выделяют первичные — *филетическую эволюцию и дивергенцию*, лежащие в основе любых изменений таксонов. Примеры первичных форм филетической эволюции на уровне возникновения видов были рассмотрены ранее в гл. 13.

Филетическая эволюция — это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе (без учета всегда возможных дивергентных ответвлений). Без таких изменений не может протекать никакой эволюционный процесс, и поэтому филетическую эволюцию можно считать одной из элементарных форм эволюции.

Подавляющее большинство палеонтологически изученных стволов древа жизни дают примеры именно филетической эволюции. Развитие предков лошадей по прямой линии фенакодус — зогиппус — миогиппус — парагиппус — плиогиппус — современная лошадь — пример филетической эволюции (см. рис. 6.4). Филетическая эволюция происходит в пределах любой ветви древа жизни: любой вид развивается во времени, и как бы ни были похожи между собой особи вида (разделенные, скажем, несколькими тысячами поколений в неизбежно меняющейся среде), вид в целом должен за это время в чем-то измениться. Это филетическая эволюция на микроэволюционном уровне. Проблемы филетической эволюции на макроэволюционном уровне — изменение во времени близкородственной группы видов.

В «чистом» виде (как эволюция без дивергенции) филетическая эволюция может характеризовать лишь сравнительно короткие периоды эволюционного процесса. Но она показывает, что процесс эволюции не



Р и с. 15.1. Схема дивергенции в процессе эволюционного развития видов и любых других групп (единственный рисунок, включенный Ч. Дарвином в «Происхождение видов...»)

может быть приостановлен. Даже когда говорится о длительном существовании в неизменном виде так называемых «живых ископаемых» (см. гл. 6), имеется в виду лишь их относительная неизменность, большое сходство современных форм с теми, которые жили миллионы или сотни миллионов лет назад (но не их идентичность).

Дивергенция — другая первичная форма эволюции таксона. В результате изменения направления отбора в разных условиях происходит дивергенция (расхождение) ветвей древа жизни от единого ствола предков (рис. 15.1).

Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом (микроэволюционном) уровне, на примере возникновения различий по каким-либо признакам в отдельных частях видового населения. Так, дивергенция популяций может приводить к видообразованию (см. гл. 12, 13).

Прекрасный пример дивергенции форм — возникновение разнообразных по морфофизиологическим особенностям выюров от одного или немногих предковых ви-

дов на Галапагосских островах и многих видов бокоплавов (Gammaridae) в Байкале.

Уже Ч. Дарвин подчеркивал огромную роль дивергенции в процессе развития жизни на Земле. Таков главный путь возникновения органического многообразия и постоянного увеличения «суммы жизни». Механизм дивергентной эволюции основан на действии элементарных эволюционных факторов (см. гл. 9, 13). В результате изоляции, волн жизни, мутационного процесса и в особенности естественного отбора популяции и группы популяций приобретают и сохраняют в эволюции признаки, все более заметно отличающие их от родительского вида. В какой-то момент эволюции (этот «момент» может длиться много поколений, а для эволюции даже сотни поколений — мгновение) накопившиеся различия окажутся настолько значительными, что приведут к распаду исходного вида на два (и более) новых.

Дивергенция любого надвидового масштаба — результат действия изоляции и в конечном итоге естественного отбора, вы-

ступающего в форме группового отбора (сохраняются и устраняются виды, роды, семейства и т. п.). Групповой отбор также основан на отборе индивидов внутри популяции (см. гл. 10); вымирание вида происходит лишь посредством гибели отдельных особей.

Несмотря на принципиальное сходство процессов дивергенции внутри вида (микроэволюционный уровень) и в группах более крупных, чем вид (макроэволюционный уровень), между ними существует и важное различие, состоящее в том, что на *микроэволюционном уровне процесс дивергенции обратим*: две разошедшиеся популяции могут легко объединиться путем скрещивания в следующий момент эволюции и существовать вновь как единая популяция. *Процессы же дивергенции в макроэволюции необратимы*: раз возникший вид не может слиться с прародительским (в ходе филетической эволюции и тот и другой вид неизбежно изменится, и если даже какие-то части этих видов в будущем вступят на путь *сетчатой* эволюции, или *семгенеза*, то это не будет возврат к старому (см. гл. 13 и 20).

Дивергенция и филетическая эволюция — основа всех изменений филогенетического древа и первичные формы протекания процесса эволюции любого масштаба в природе.

15.2. Вторичные формы филогенеза

Среди вторичных форм филогенеза, по-видимому, главные — *конвергенция* и *параллелизм*.

Конвергенция — это процесс формирования *сходного фенотипического облика особей двух или нескольких групп*. Конвергенция (конвергентное развитие) — один из ярких феноменов в развитии жизни на Земле.

На рис. 15.2 показаны типы листьев двух групп неродственных семейств растений, живших в разное время и на разных материках. Удивительное сходство в строении возникло при «решении» разными филогенетическими группами одинаковых «задач». Классическим примером конвергентного развития в зоологии считается возник-

новение сходных форм тела у акуловых (первичноводные рыбы), ихтиозавров и китообразных (вторичноводные рептилии и млекопитающие).

Не всегда просто отличить конвергентное сходство от сходства на основе общего происхождения. Так, например, до середины XX в. считали, что сходство зайцеобразных (*Lagomorpha*) с настоящими грызунами (*Rodentia*) основано на дивергенции групп от общих предков. Лишь специальные комплексные исследования позволили с уверенностью отнести зайцев, кроликов, пищух в особый отряд, близкий по происхождению к копытным, а не к настоящим грызунам. Сейчас ясно, что сходство зайцеобразных с грызунами конвергентное, а не дивергентное.

Конвергенция как форма эволюции групп характерна для эволюционного процесса на любом уровне; можно найти конвергенцию видов разных семейств, отрядов, наконец, разных классов (сходство по форме тела акул, ихтиозавров и дельфинов). Примером конвергентного развития внутри одного класса может служить возникновение одних и тех же биологических форм «волков», «медведей», «кротов» и т. п. среди сумчатых и плацентарных млекопитающих. Возникновение тасманийского сумчатого волка (*Thylacinus cynocephalus*) и обыкновенного волка (*Canis lupus*) определяется сходным направлением эволюционного процесса целых сообществ, в которых на разной филогенетической основе возникают внешне похожие, но внутренне различные формы, занимающие сходные места в соответствующих экосистемах.

Примером конвергенции внутри отряда можно считать независимое возникновение биологического типа «прыгуна» открытых пространств (рис. 15.3).

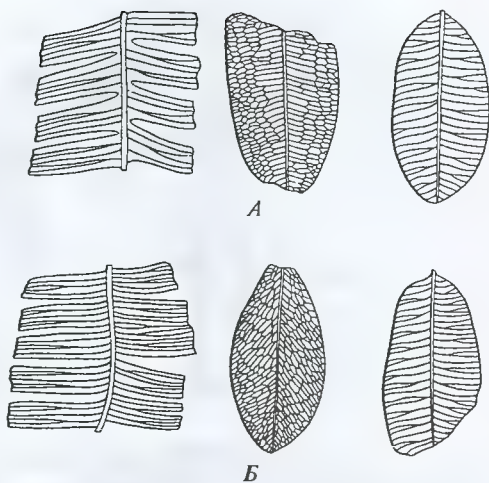
При определении характера конвергенции сравниваемых групп основным остается вопрос, насколько глубоко сходство. По форме тела ихтиозавр похож на акулу и дельфина, но по таким существенным чертам строения, как строение кровеносной системы, мускулатуры, черепа, кожного покрова и т. д., эти группы позвоночных различны. Сходство между ними только внешнее, поверхностное, что полностью подтверждается особенностью строения молекул

гемоглобина и ДНК акул и китообразных; различие между ними на этом уровне очень глубоко.

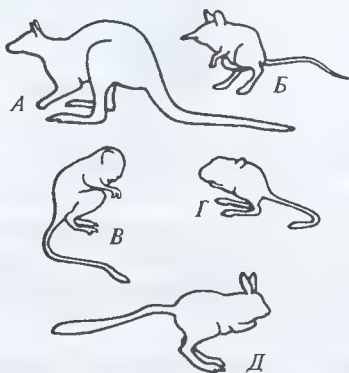
Итак, конвергенция никогда не бывает глубокой (в отличие от схождения, основанного на филогенетическом родстве). Можно сказать, что конвергенция — это схождение, обусловленное таковым аналогичных, а не гомологичных структур (см. также гл. 6).

Своеобразной формой конвергентного развития может рассматриваться параллелизм — формирование сходного фенотипического облика первоначально дивергировавшими и генетически близкими группами. Классическим примером параллельного развития считается филогения двух групп копытных млекопитающих: литоптерн (*Litopterna*) в Южной Америке и парнокопытных (*Perissodactyla*) в Арктогее. В этих филогенетических ветвях, берущих начало от пятипалых предков типа фенакодуса (*Phenacodus*), происходило сокращение числа пальцев и переход к пальцехождению как приспособление к жизни на открытом пространстве (см. рис. 6.4). В этом примере сходные (но не зависимые) изменения групп происходят на единой генетической основе. Это пример синхронного параллелизма, т. е. независимого развития в сходном направлении одновременно существующих родственных групп. Гораздо чаще палеонтология дает примеры асинхронного параллелизма, т. е. независимого приобретения сходных черт филогенетически близкими группами, но живущими в разное время. Примером может служить развитие саблезубости у представителей разных подсемейств кошачьих (рис. 15.4); саблезубость возникала в стволе кошачьих (*Felidae*) по крайней мере четырежды в двух независимых стволах.

Можно привести другие примеры параллелизма в эволюции как животного, так и растительного мира. Схематически сопоставление явлений филогенетической эволюции, конвергенции, параллелизма и дивергенции показано на рис. 15.5. Можно сделать вывод, что для определения формы филогенеза группы необходимо сопоставить путь развития группы (ее филогенез) за определенный период эволюции с уровнем схождения и различия фенотипов особей, представляющих изучаемые группы.



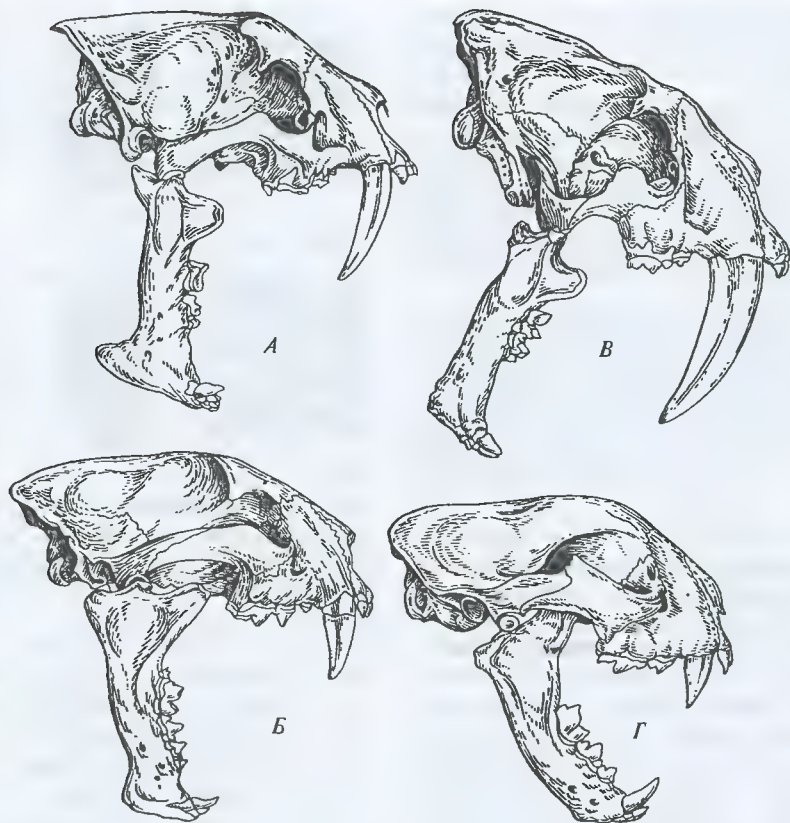
Р и с. 15.2. Конвергентное сходство строения листьев у растений: А — палеозойские глоссоптериды Индии и Южной Африки; Б — триасовые цикадовые Гренландии (из С.В. Мейена, 1972)



Р и с. 15.3. Пример конвергенции по форме тела у млекопитающих: возникновение биологического типа «прыгуна» в разных филогенетических группах: А — кенгуру (*Macropus agilis*); Б — насекомоядный прыгунчик (*Macroscelides rozeti*); В — полуобезьяна долгопят (*Tarsius tarsius*); Г — грызун тушканчик (*Jaculus jaculus*); Д — кафрский долгоног (*Pedetes cafer*) (из И. Херан, 1986)

15.3. Главные направления эволюции

Изучение особенностей развития отдельных стволов филогенетического древа показывает существование двух главных на-



Р и с. 15.4. Пример параллелизмов в эволюции: развитие саблезубости у крупных кошек. А — махайрод (*Hoplophoneus*), олигоцен; Б — лжесаблезубая настоящая кошка (*Dinictis*), существовавшая в то же время; В — возникший в подсемействе махайродовых через 20—30 млн лет *Smilodon*; Г — плейстоценовый саблезубый тигр (*Pseudaelurus*) из семейства настоящих кошек (из А. Ромера, 1968)

правлений эволюции филумов в конкретной среде обитания:

1. Аллогенез¹ — развитие группы внутри одной адаптивной зоны² с возникновением близких форм, различающихся адаптациями одного масштаба.

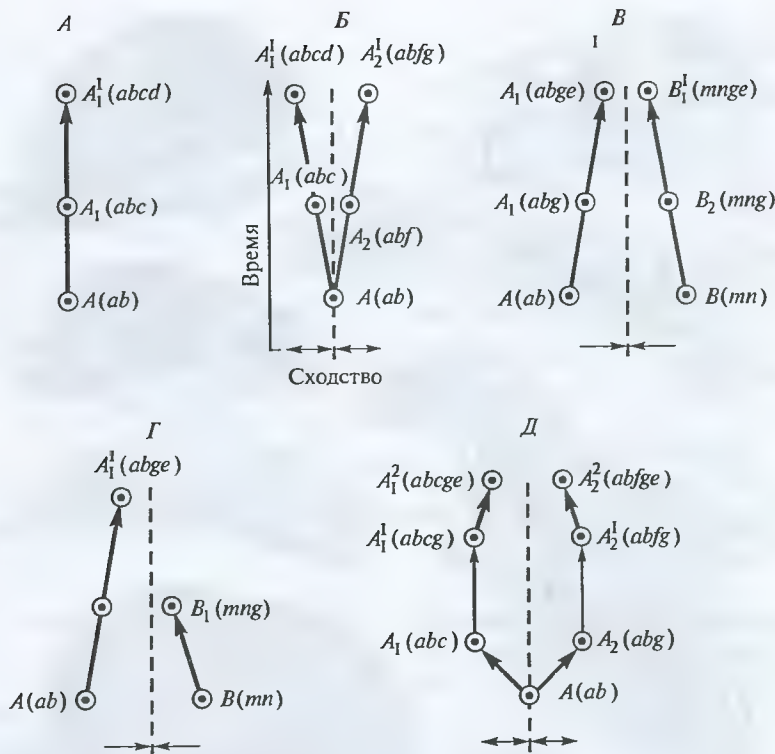
¹ От греч. *allos* — другой, иной. Наряду с термином «аллогенез» для обозначения такого процесса развития группы употребляются термины «адаптивная радиация», «идиоадаптация», «кладогенез» (см. гл. 13).

² Адаптивная зона — комплекс экологических условий, представляющих возможную среду жизни для данной группы организмов. Границами адаптивной зоны служат крайние варианты физико-географических и биологических условий, при которых определенная группа может существовать (Дж. Г. Симпсон).

2. Арогенез¹ — развитие группы с существенным расширением адаптивной зоны и с выходом в другие природные зоны в результате приобретения группой каких-то крупных, ранее отсутствовавших приспособлений.

Аллогенез происходит на основе общих особенностей строения и функционирования организмов — членов группы, ставящих их в примерно одинаковые отношения с давлением среды. Развитие группы в пределах такой адаптивной зоны может продолжаться длительный период, ограниченный сроком существования всей адаптивной зоны.

¹ От греч. *airo* — поднимать. Для обозначения этого типа эволюции в литературе используются также термины «ароморфоз», «анагенез» (см. гл. 13).



Р и с. 15.5. Схема конвергентного (B — синхронного, Γ — асинхронного), параллельного (D), дивергентного (B) развития групп и филетической эволюции (A). Видно, что параллелизм может быть определен как конвергентное сходство, возникшее на основе дивергенции (ориг.)

$a, b, c, \dots mn$ — разные признаки.

Аллогенез наблюдается в любой группе. На примере отряда насекомоядных, в котором образуется множество жизненных форм, можно иллюстрировать направление эволюции по пути аллогенеза (рис. 15.6).

При выделении аллогенеза как типа развития группы принципиален не его масштаб (который может быть и на уровне рода, и на уровне семейства, отряда и т. д.), а характер развития дочерних филогенетических групп; в случае аллогенеза они различаются адаптациями *одного и того же уровня*, определяющими специализацию в данной адаптивной зоне или ее части. Такие адаптации называются *идеоадаптациями* или *алломорфозами*.

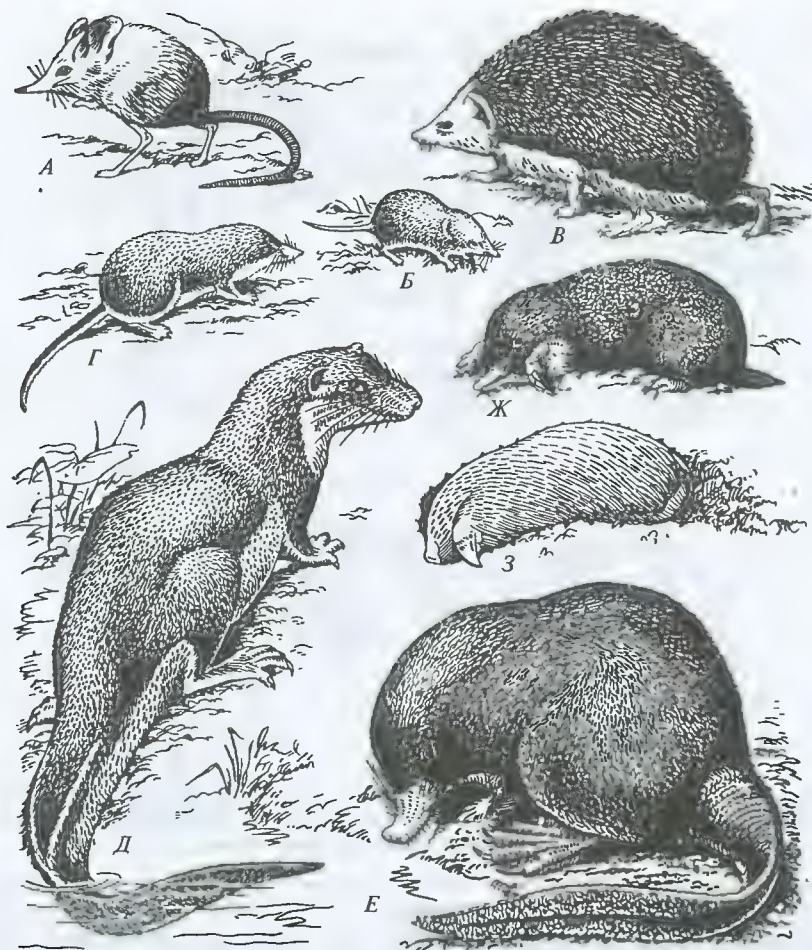
Аллогенез связан с некоторой специальной адаптацией каждой из филогенетических форм к каким-то определенным условиям внутри адаптивной зоны. Иногда такая адаптация заходит столь далеко, что говорят о специализации как самостоятель-

ном типе развития группы. *Специализация — это крайний вариант аллогенеза, связанный с приспособлением группы к очень узким условиям существования (сужение адаптивной зоны).*

Степень специализации видов может быть различна: глубокая специализация затрагивает комплекс важных признаков, тогда как частичная — лишь отдельные признаки. Специализация отдельных органов (а не организма в целом) не мешает дальнейшей эволюции в других направлениях. С изменением среды органы, не подвергавшиеся специализации, могут быть вновь преобразованы (см. гл. 14).

Своеобразным путем ликвидации специализации в процессе эволюции является переход к *неотении*, связанный с выпадением конечных фаз онтогенеза (см. гл. 14).

Арогенез. Как свидетельствует палеонтологическая летопись, из одной природной



Р и с. 15.6. Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих. Наземные формы: А — прыгунчик (*Macroselides*); Б — землеройка (*Sorex*); В — еж (*Hemiechinus*); земноводные формы: Г — кутора (*Neomys*); Д — выдровая землеройка (*Potamogale*); Е — выхухоль (*Desmana*); подземнороющие формы: Ж — крот (*Talpa*); З — златокрот (*Chrysochloris*) (из С.У. Строганова, 1957)

зоны в другую обычно попадают лишь отдельные, сравнительно немногочисленные группы. Этот переход, называемый арогенезом, обычно осуществляется со сравнительно большой скоростью: на пути арогенеза многие промежуточные группы гибнут в «интерзональных» промежутках, не достигнув новых зон. Но та ветвь, которая попадает в новую природную зону, вступает на путь широкого аллогенеза. Схематически этот процесс изображен на рис. 15.7. *Крупные, принципиальные адаптации, приводящие группу на путь арогенеза, называются ароморфозами* (А.Н. Северцов).

В качестве примера арогенеза сравнительно небольшого масштаба можно рассматривать возникновение и расцвет класса птиц. Проникнуть в определенную адаптивную (природную) зону предки современных птиц могли лишь благодаря возникновению крыла как органа полета, четырехкамерного сердца, развитию отделов мозга, координирующих движения в воздухе, теплокровности. Все эти изменения в строении и функционировании и привели какие-то группы триасовых динозавров к арогенезу. Приспособления же современных пустынных, лесных, водоплавающих и горных птиц опреде-

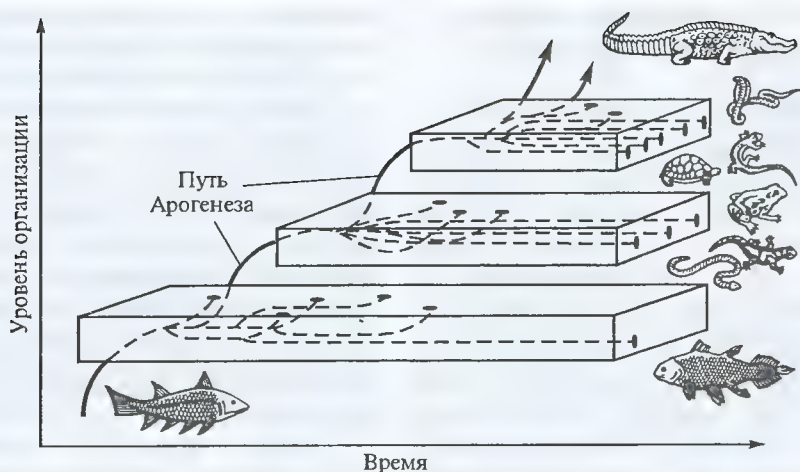


Рис. 15.7. Схема развития группы в направлении аллогенеза внутри адаптивной зоны и арогенеза — с выходом в новую адаптивную зону: возникновение кистеперых, амфибий, рептилий (по А.Н. Северцову, 1937)

ляются возникновением более частных особенностей — *алломорфозов*, а тип эволюции внутри класса птиц должен быть определен как аллогенез.

В эволюции растений возникновение проводящей сосудистой системы, эпидермы, устьиц, а также семязачатков и пыльцевой трубки имело значение для завоевания суши высшими растениями (см. гл. 5). Все эти изменения, без сомнения, — ароморфозы, а тип эволюции — арогенез.

Эволюция не всегда идет по пути усложнения. Иногда арогенез, ведущий к занятию новой адаптивной зоны, может быть осуществлен на основе возникновения более простого строения — *морфофизиологической дегенерации* — регресса.

Рассмотрим некоторые характерные примеры. Переход к паразитическому образу жизни для многоклеточных организмов связан с резким упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов и структур, т. е. с морфофизиологической дегенерацией. Паразитические формы составляют не менее 5% от общего числа современных видов животных: целые типы и классы беспозвоночных полностью связаны с паразитическим образом жизни.

В природе существует два основных направления эволюции: развитие группы по пути арогенеза и развитие группы по пути

аллогенеза. Эти пути тесно связаны, переходят один в другой, постоянно чередуясь. Другие направления эволюции (специализация и регресс), по существу, могут рассматриваться как частные случаи арогенеза и аллогенеза¹.

Следует отметить, что и *ароморфозы* (определяющие арогенез группы) и *алломорфозы* (определяющие аллогенез группы) всегда возникают как обычные адаптации в конкретной среде обитания. Лишь в будущем выяснится, что одни из них оказались перспективными и обеспечивающими переход в иную адаптивную зону (ароморфозами), а другие — менее перспективными, хотя и эффективными приспособлениями группы в прежних условиях (алломорфозами).

¹ В работах А.Н. Северцова и И.И. Шмальгаузена подробно рассматриваются такие направления эволюции, как теломорфоз, гиперморфоз, катаморфоз и гипоморфоз. В современных эволюционных сводках (см., например, работы Дж. Симпсона, Ф.Г. Добржанского, В. Гранта, Э. Майра, П. Эрлиха, Фр. Айялы, Дж. Майнарда Смита, М. Ридли, Д. Рацла, С. Стендли, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Л.П. Татаринова, М.А. Шишкина, Н.Н. Воронцова, В.А. Красиловой, А.Л. Тахтаджяна, В. Хеннинга и многих других видных эволюционистов) такое дробное выделение направлений макроэволюций не находит развития.

15.4. Происхождение иерархии филогенетических групп

Из одного исходного вида могут возникнуть несколько, составляющих тесный пучок форм (род), которые в свою очередь могут быть объединены в более общий и более сложный ствол — семейство; отдельные стволы семейств — в еще более крупные (отряды, классы, типы) конгломераты видов, связанных общностью происхождения и сходными чертами строения. Так возникает иерархическая система таксонов, отражающая взаимоотношения видов в процессе эволюции. При этом род, семейство, отряд, класс, тип и царство представляют реальности совершенно другого качества, нежели вид. *Целостность таксонов высших рангов определяется* не генетической интеграцией отдельных составляющих их единиц (популяций), как это наблюдается внутри вида, а *единством «плана строения»*, основанным на общности происхождения.

Учет принципа иерархичности позволяет построить *филогенетическое древо* (Э. Геккель, 1866), отражающее реальные пути протекания эволюционного процесса. Конечно, выяснение характера взаимоотношения тех или иных видов и отнесение их в разные роды или семейства часто оказывается сложной проблемой (особенно среди менее изученных прокариотных форм).

Определенную ясность в построение иерархической системы таксонов вносят разрывы, промежутки между группами видов. Но разрывы могут возникать разными способами. Они могут, с одной стороны, быть истинными и отражать более раннее или более позднее отделение сравниваемой группы от общего ствола предков, с другой стороны, быть следствием не более раннего

отхождения, а вымирания промежуточных форм (рис. 15.8). И в том и в другом случаях систематик имеет право объединить более близкие по строению виды в единый род. Но эволюционное «содержание» таких родов различно. Это относится и к другим таксонам, которые также могут иметь разное эволюционное «содержание». К этому обстоятельству добавляется и то, что «содержание» таксономических надвидовых групп может достаточно резко различаться в разных крупных группах, например отряд птиц не вполне эквивалентен отряду насекомых, млекопитающих или порядкам высших растений.

В связи с развитием методов молекулярной биологии выявились интересные возможности для более объективного выделения иерархии таксонов. Так, например, специфичность генетической программы каждого организма может определяться последовательностью звеньев в цепи ДНК — нуклеотидов. Чем более сходны (гомологичны) последовательности ДНК, тем более близкое родство связывает организмы. В молекулярной биологии разработаны методы количественной оценки процента гомологий в ДНК — метод «молекулярной гибридизации» (см. гл. 6). Так, если наличие гомологий в ДНК среди людей принять за 100%, то в ДНК человека и шимпанзе будет около 92% гомологий. Не все значения гомологий встречаются с одинаковой частотой.

На рис. 15.9 изображена дискретность степеней родства у позвоночных животных, определенная методом молекулярной гибридизации ДНК. Наиболее низкий процент гомологий характеризует ДНК представителей разных классов, таких, как птицы, пресмыкающиеся, рыбы и амфибии (5—15%

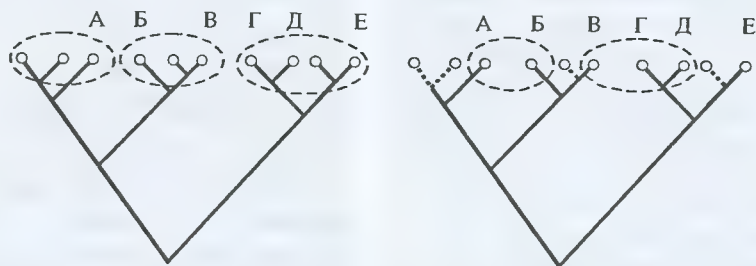


Рис. 15.8. Варианты (А—Е) объединения одних и тех же видов в роды в зависимости от вымирания отдельных видов. Пунктиром показаны вымершие формы (ориг.)

гомологий). От 15 до 45% гомологий в ДНК обнаруживается у представителей разных отрядов внутри одного класса, 50—75% у представителей разных семейств внутри одного отряда. Если же сравниваемые формы относятся к одному семейству, в их ДНК от 75 до 100% гомологий. Сходные картины распределения обнаружены в ДНК бактерий и высших растений, однако цифры там совсем другие (род бактерий по гомологиям ДНК соответствует отряду, а то и классу позвоночных). Моделирование процесса потери гомологий в ДНК на ЭВМ показало, что подобные многовершинные распределения могут возникать лишь в том случае, если эволюция идет «по Дарвину» — путем отбора каких-то вариантов с вымиранием промежуточных форм (В.В. Меншуткин). Сравнение особенностей ДНК оказывается перспективным для уточнения филогенетических иерархических систем, построенных классическими методами.

Одной из главных причин возникновения иерархической системы таксонов оказывается разная скорость протекания процесса эволюции групп (см. ниже). В одних условиях и в одних группах возникло множество видов, которые быстро дифференцировались, дивергировали и давали начало пучкам новых форм. Другие группы развивались медленно, сохраняя архаические черты (гаттерия — единственный вид, представляющий ныне целый подкласс рептилий, и гинкго — представитель целого порядка в царстве растений). В общем степень различий между видами пропорциональна эволюционному времени дивергенции и более старые «узлы дивергенции» соответствуют разделению более высоких систематических категорий. Это вносит более или менее ясный иерархический принцип в систему организмов.

15.5. Темпы эволюции групп

Эволюция как грандиозный процесс изменения органического мира Земли характеризуется определенными временными параметрами. *Скорость (темп)* — одна из самых важных особенностей процесса эволюции в целом. Выяснение конкретной скорости эволюционного изменения групп часто важно и для решения чисто практиче-

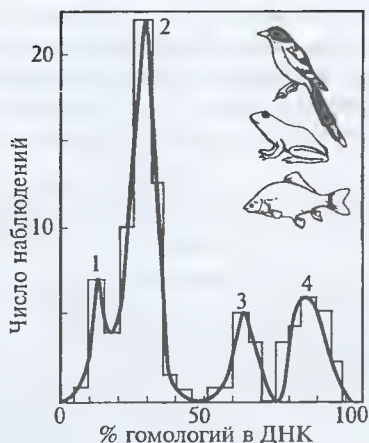


Рис. 15.9. Дискретность степеней родства позвоночных. Уровни отряда (1), семейства (2), рода (3), вида (4) (рис. Б.М. Медникова). См. также рис. 6.29

ских задач, например, связанных с возникновением и распространением новых болезнетворных микроорганизмов, появлением резистентности насекомых к инсектицидам и др.

В эволюции большее значение имеет не абсолютное, астрономическое, время, а число поколений. Причины этого будут понятны, если вспомнить, что механизм возникновения адаптаций сводится, по существу, к изменению концентрации аллелей в популяции в череде поколений (см. гл. 11). Однако для многих ископаемых форм мы не можем с достаточной точностью оценивать скорость их эволюции числом поколений. Поэтому, несмотря на некорректность астрономического времени для характеристики темпов эволюции, приходится пользоваться и этим параметром.

Существует и другой подход для определения темпа эволюции группы — учет скорости смены видов (точнее — *фратрий*) в одном филогенетическом ряду (Дж. Симпсон).

Проблема выбора критериев скорости эволюции. Определить скорость эволюции не всегда просто. При рассмотрении темпов эволюции часто имеют в виду изменение не только целых групп, но и отдельных признаков. Хотя изменения групп основаны на онтогенетических дифференцировках (на появлении и развитии отдельных признаков в

онтогенезе особей, см. гл. 14), все же эти проблемы различны; проблема скорости изменения отдельных признаков должна рассматриваться вместе с другими особенностями эволюции органов и функций (см. гл. 16).

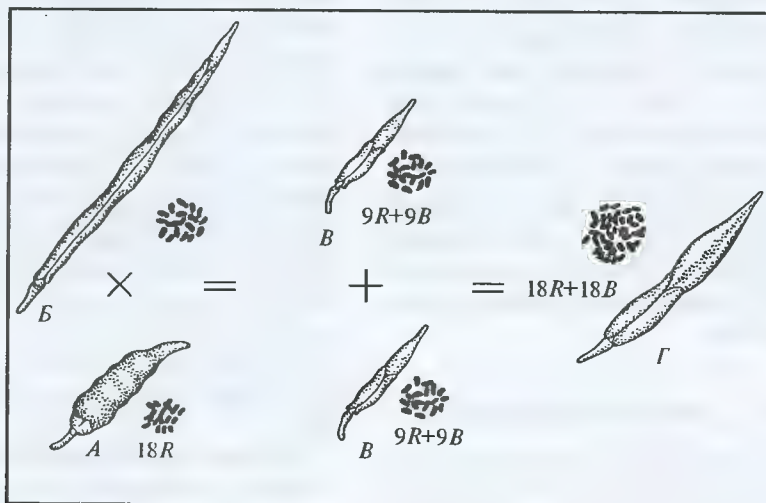
Теоретически скорость эволюции вида можно определить по темпу его изменения в ходе филетической эволюции. Но как измерить этот темп? Вероятно, таким мерилом могло бы быть число элементарных эволюционных явлений (см. гл. 8) в расчете на поколение, а затем число возникших за определенное время (число поколений) адаптаций. Однако пока практически определить названные параметры вряд ли возможно для любой группы. Гораздо удобнее определить темп эволюции группы по числу возникающих видов за определенное время.

Темпы формообразования. Материал, накопленный в настоящее время в ботанике и зоологии, позволяет установить два разных по времени способа видообразования: «внезапный» и «постепенный». Рассмотрим несколько примеров.

Внезапное видообразование связано с быстрой перестройкой всего генома, например при полиплоидии. Известно, что возникновение полиплоидного организма про-

исходит в течение считанных минут. Возникающая полиплоидная особь генетически изолирована от всех остальных особей вида. Часто полиплоидные особи оказываются более устойчивыми по отношению к действию экстремальных факторов внешней среды и получают широкое распространение в условиях, где родительская форма не выживает. Таким образом, новые особи, репродуктивно изолированные от остальных особей в популяции, могут возникнуть за одно поколение. Такой процесс мог лежать в основе возникновения полиплоидных видов в разных группах. Полиплоидные ряды видов известны для многих растений (см. рис. 6.28 и 13.5). Картофель, белый клевер, люцерна, тимopheевка и другие полиплоидные растения возникли таким путем.

Другой тип полиплоидии связан с гибридизацией (*аллополиплоидия*), объединением геномов сравнительно близких видов (см. гл. 6 и 13). Г.Д. Карпеченко путем гибридизации капусты и редьки была синтезирована новая форма — редько-капуста (*Raphanobrassica*) (рис. 15.10). Б. Л. Астаурову удалось получить аллодиплоид двух видов шелкопряда: *Bombux mori* и *B. mandarina*.



Р и с. 15.10. Схема синтеза формы видового ранга — редько-капусты; *A* — стручок редьки *Raphanus sativus* и ее хромосомный набор ($18R$); *B* — стручок капусты *Brassica oleracea* и ее хромосомный набор ($9R+9B$); *B* — первичный, полностью стерильный из-за нарушения мейоза гибрид с хромосомным набором $9R+9B$; *Г* — аллотетраплоид с хромосомным набором $18R+18B$ вполне плодовитый, так как в мейозе 18 хромосом *R* конъюгируют друг с другом и образуют 9 бивалентов, как и 18 хромосом *B* (по Г.Д. Карпеченко, 1935)

Наконец, причиной быстрого изменения генома, определяющего генетическую изоляцию вновь возникшей особи от исходной формы, могут быть перестройки хромосом (фрагментация и слияние). У растений возможность участия межхромосомных перестроек в эволюции была экспериментально подтверждена созданием скерды (*Crepis nova*), отличающейся по морфологии хромосом от родительского вида. У животных роль хромосомных перестроек в видообразовании была показана в обширной серии экспериментальных и популяционно-генетических работ в группе видов дрозофилы *Drosophila persimilis* — *virilis* (см. гл. 6, рис. 6.27).

Следовательно, в природе возможно быстрое (практически внезапное) образование особи, репродуктивно изолированной от остальных особей того же поколения. В некоторых редких случаях такие особи оказываются способными к размножению и на протяжении последующих поколений могут дать начало целой группе подобных особей. Естественно, что одна-единственная особь (или даже несколько особей) видом названа

быть не может уже хотя бы потому, что всякий вид — это всегда генетическая система с множеством свойств, присущих именно системе особей, в том числе с собственным ареалом, многомерной экологической нишей и т. д. Получается, что в природе могут существовать особи, уже не относящиеся к старому виду и *еще* не образовавшие нового вида.

Решение этой проблемы нашел К.М. Завадский, предложивший называть такие новые формы не видами, а *формами видового ранга*. Ясно, что из многих таких «кандидатов» в новые виды лишь небольшое число действительно превратится в самостоятельный вид. Для этого они должны оказаться достаточно жизнеспособными и иметь преимущества перед родительскими формами, позволяющими им распространиться и занять определенный ареал. Такое превращение формы видового ранга (представленной сначала немногими особями, а потом отдельными мелкими группами) в реальный вид должно продолжаться значительное число поколений и осуществляется всегда под контролем естественного отбора.

Т а б л и ц а 15.1. Примеры скоростей образования новых подвидов

Вид	Район образования нового подвида	Период, лет
Благородный олень (<i>Cervus elaphus</i>)	Великобритания	Около 8 тыс.
Ладжская нерпа (<i>Pusa hispida lagopensis</i>)	Оз. Ладога	» 9 тыс.
Сайменская нерпа (<i>Pusa hispida saimensi</i>)	Оз. Сайма, Финляндия	» 9 тыс.
Хохлатый жаворонок (<i>Galerida cristata</i>)	Низовья р. Нил, Египет	» 8—10 тыс.
Сизый голубь (<i>Columba livia</i>)	Оазис Дакла. Северная Африка	» 8—10
Варакушка (<i>Cyanosylvia svecica</i>)	Норвегия	» 8—10
Обыкновенный тюлень (<i>Phoca vitulina</i>)	Северная Канада	» 4 тыс.
Европейский кролик (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	О-ва у Великобритании	» 500
Домовая мышь (<i>Mus musculus</i>)	Фарерские о-ва	Не более 3 тыс.
10 подвидов млекопитающих	О. Ньюфаундленд	Не более 12 тыс.
4 подвида рыб	О. Айл-Роял на оз. Верхнее	12—25 тыс.

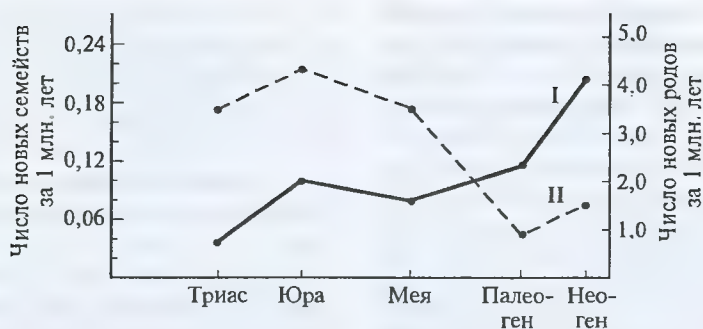


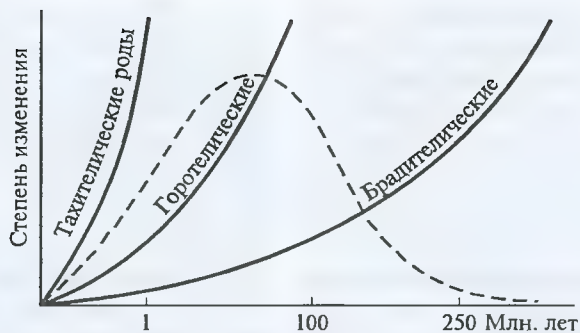
Рис. 15.11. Определение скорости эволюции по числу возникающих новых родов (I) и семейств (II) шестилучевых кораллов *Scleractinia* (из Д. Раупа и С. Стенли, 1974)

Более обычно в эволюции **постепенное формообразование**. Сейчас накопилось много данных, позволяющих сравнительно точно определять скорость образования подвидов у самых разных групп. Многие из них касаются послеледниковых формообразований, когда мы, зная время освобождения от ледника тех или иных местностей, можем надежно оценивать период времени, в пределах которого должно было произойти образование подвидов, обитающих сегодня в этих местах (табл. 15.1).

Можно видеть, что подвид часто образуется за несколько тысяч лет, а иногда за сотни или сотни тысяч лет. Полнота палеонтологического материала по отдельным группам в настоящее время настолько велика, что позволяет с уверенностью определять время, необходимое для возникновения новых видов¹. Особенно удобен для этого анализ последовательных ископаемых форм (см. рис. 6.4; 6.5). Расчеты показывают, что для образования отдельных видов (фратрий) верхнеплиоценовых моллюсков на территории Германии потребовалось несколько миллионов лет, тогда как в Черном море в четвертичном периоде новый вид рода *Raphia* возник всего примерно за 6000 лет. Один вид зубра (*Bison*) на Кавказе в среднем плейстоцене существовал примерно 50—60 тыс. поколений, а переход к новому виду занял 10—16 тыс. лет (2—4 тыс. поколений). Оказалось также, что время су-

ществования отдельных видов может значительно колебаться — от 0,5 до 5 млн лет, а время существования родов значительно различается, например, у моллюсков и хищных млекопитающих. У моллюсков средняя длительность существования родов — десятки миллионов лет, у хищных — около 8 млн лет. Это означает, что темп формообразования у хищных в десяток раз быстрее, чем у двустворчатых моллюсков. При этом надо учесть, что определяемая таким образом скорость эволюции несколько занижена, так как время видообразования может быть существенно короче, чем время дальнейшего существования вида. Поскольку на палеонтологическом материале надежнее выделяются не виды, а роды и более крупные таксономические единицы, возникает возможность определения скоростей эволюции по числу образованных в единицу времени родов и семейств. На рис. 15.11 приведены такие данные для шестилучевых кораллов на протяжении 550 млн лет — с триаса до неогена. Видно, что в разные геологические периоды скорость эволюции менялась в 3—4 раза: в триасе и юре 1 семейство кораллов возникало за 5—5,5 млн лет, и за это же время возникало 5—12 родов, то в палеогене — неогена для возникновения семейства требовалось 17—20 млн лет, и на каждое семейство приходилось 40—67 родов. Это позволяет предположить об уменьшении темпов ароматной эволюции, при увеличении темпов аллогенной эволюции (адаптивной радиации). Конечно, в других группах скорости эволюции могут быть иными.

¹ В палеонтологическом материале, говоря о виде, подразумевают не вид в неонтологическом смысле, а отрезок филогенетического древа, или *фратрию* (см. гл. 12).



Р и с. 15.12. Распределение скоростей эволюции. Три группы родов выделены по темпам возникновения и длительности существования. Большая часть всех изученных родов оказывается горотеллическими, а суммарно все роды вместе дают картину, близкую к нормальному распределению (ориг.)

Сравнение большого материала по темпам возникновения и длительности развития новых родов позволило выделить три группы родов (рис. 15.12). К первой группе принадлежат *брадителлические роды*, филогенетические реликты (см. ниже); время их развития превышает 250 млн лет. Ко второй группе принадлежат *горотеллические роды*, время развития которых составляет от нескольких до нескольких десятков миллионов лет, и, наконец, к третьей группе — *тахителлических родов* — принадлежат роды, время развития которых невелико, много меньше 1 млн лет (Дж. Г. Симпсон).

Можно сказать, что ни мутационный процесс, ни волны жизни, видимо, не оказывают решающего влияния на скорость протекания процесса эволюции в любой группе. Но очень велико влияние изоляции и особенно естественного отбора. При определении скорости эволюционного процесса изоляция действует не только как элементарный эволюционный фактор, но и как фактор, активно способствующий перестройке всех биогеоценозов и созданию условий для дальнейшей эволюции. Однако главным фактором, определяющим как продолжительность существования того или иного филума, так и скорость образования новых форм, является естественный отбор.

Успехи молекулярной биологии дали возможность оценить скорость эволюции по замещениям аминокислот в белках и нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Для выражения скорости таких замен принята единица «*полинг*», равная 10^{-9} замене на аминокислотный сайт в год (см. гл. 6).

Сравнение аминокислотной последовательности в α - и β -цепях гемоглобина, в молекулах глобулина, цитохрома и других белков показало увеличение числа замен по мере удаления филогенетического расстояния у позвоночных. У всех сравниваемых позвоночных скорость замены для одного и того же белка выражалась сходной величиной в полингах. Разные же белки в пределах позвоночных обычно отличаются по своей скорости эволюции (табл. 15.2). Теперь молекулярно-генетические расчеты позволяют строить филогенетические древа организмов, близкие к морфологическим древам. Скорость молекулярной эволюции (в полингах) не зависит от продолжительности жизни поколения и величины популяций. Постоянство темпов молекулярной эволюции пытаются объяснить фиксацией нейтральных мутаций. Так, на примере α -цепи гемоглобина при сравнении различных позвоночных установлено, что за 7 млн лет происходит замена одной аминокислоты. Данные, полученные по разным белкам, положены в основу идеи *молекулярных часов эволюции* (см. гл. 6 и 20).

Т а б л и ц а 15.2. Скорость эволюции белков у млекопитающих (М. Кимура, 1985)

Белки	$K'_{\text{ам.}} \cdot 10^{-9}$ в год
Фибринопептиды	8,3
Панкреатическая рибонуклеаза	2,1
Лизоцим	2,0
α -Цепь гемоглобина	1,2

Белки	$K'_{aa} \cdot 10^{-9}$ в год
Миоглобин	0,89
Инсулин	0,44
Цитохром С	0,3
Гистон Н4	0,01

¹ K_{aa} — среднее число аминокислотных замен, приходящееся на пару гомологичных сайтов двух сравниваемых полипептидов.

15.6. Филогенетические реликты

К изучению скоростей эволюции групп прямое отношение имеет проблема так называемых *филогенетических реликтов* (персистентных форм, или «живых ископаемых») — форм, сохраняющих неизменными основные особенности строения на протяжении огромных промежутков времени.

Морское плеченогое лингула (*Lingula*) встречается в неизменном виде, начиная с ордовика, т. е. существует на Земле как вид

более 500 млн лет! Моллюск *Neopilina*, обитающий ныне в Тихом океане, очень похож на виды того же рода, обитавшие в нижнем девоне, т. е. не менее 400 млн лет назад. Мечехвост (*Limulus*) — обычный обитатель тропических прибрежных вод Юго-Восточной Азии — в почти неизменной форме существует с силура (около 400 млн лет). Знаменитая кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*) в почти неизменном виде сохранила строение и форму представителей группы, вымершей 200—300 млн лет назад. Число примеров можно увеличить. Все они показывают, что отдельные виды могут сохраняться на протяжении сотен миллионов лет эволюции внешне малоизмененными. В чем причина такого удивительного постоянства?

Во всех случаях оказывается, что сохранение таких персистентных (неизменных) видов возможно при стабильности основных компонентов среды. Так, особенно много филогенетических реликтов в некоторых участках Мирового океана и в тропиках, где условия существования остаются стабильными на протяжении десятков миллионов лет (рис. 15.13).

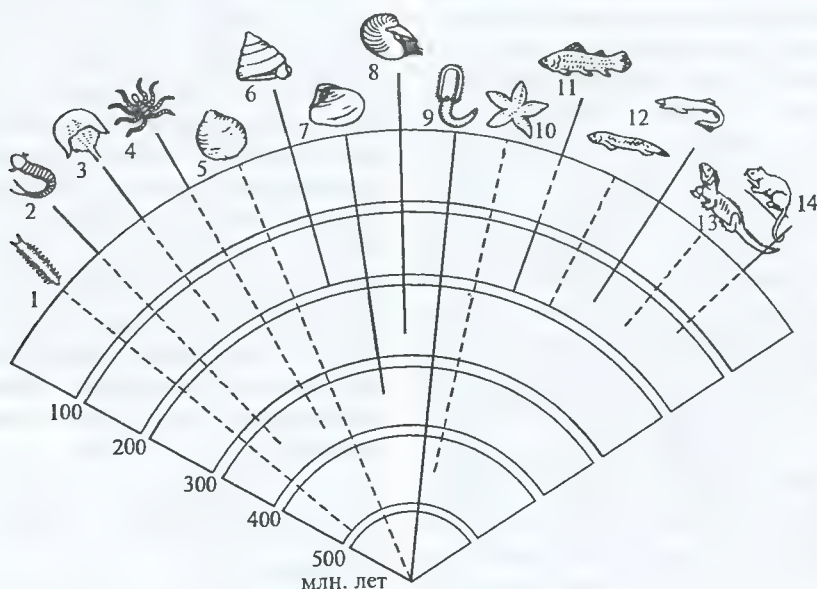


Рис. 15.13. Примеры персистентных форм и длительность их существования (по М.С. Гилярову, 1983, и др.):

1 — *Peripatus*; 2 — *Lepidocarus*; 3 — мечехвост (*Limulus*); 4 — неопиллина (*Neopilina*) — один из самых примитивных моллюсков тропических морей; 5 — пауки-пикногоны; 6—8 — моллюски *Pleurotomaria*, *Nucula* и *Nautilus*; 9 — плеченогое *Lingula*; 10 — морская звезда; 11 — кистеперая рыба латимерия (*Latimeria*); 12 — двоякодышащая рыба цератод (*Neoceratodus*); 13 — рептилия гаттерия (*Sphenodon*); 14 — сумчатое, опоссум (*Didelphis*)

Иногда процесс вымирания рассматривается как исторически неизбежный процесс «старения вида» (Ш. Депере). Согласно этой точке зрения, каждая филогенетическая ветвь проходит стадии юности, зрелости, старости. Дойдя в силу внутренней необходимости до крайней степени специализации в фазу старости, таксон якобы должен неизбежно погибнуть, не оставив потомства. Методологическая ошибка подобного рассуждения состоит в том, что филогенетические события оцениваются с позиций изменений, характерных для совершенно другого уровня организации жизни (онтогенетического), а также в том, что вымирание оказывается не результатом исторического развития, а «старения» вида. Против такой финалистской концепции свидетельствуют факты существования достаточно многочисленных персистентных форм, равно как и факты крайне быстрого вымирания некоторых видов.

15.7. Вымирание групп и его причины

Подсчеты палеонтологов показывают, что виды, существующие в настоящее время, составляют лишь ничтожную часть (около 2—5%) из общего числа видов, существовавших на Земле в ходе эволюции: подавляющая часть существовавших видов вымерла. Следовательно, *вымирание — столь же обычный эволюционный процесс, как и возникновение новых видов*. Нужно помнить, что вымирание видов не обязательно ведет к бесследному исчезновению всей группы. В процессе филогенетической эволюции старый вид не исчезает, а превращается в другой, сохраняя не только принципиальное сходство с исходным видом, но и являясь носителем большей части генетической информации филума.

Образно говоря, в геномном человеке 95% генов определены генотипом наших обезьяноподобных предков, не меньше чем 60—70% генов — генотипом когда-то существовавших насекомоядных форм млекопитающих, стоявших в основе всех приматов, и т. д. Спускаясь все дальше по древу жизни, мы должны признать, что среди наших генов есть переданные нам от рыбооб-

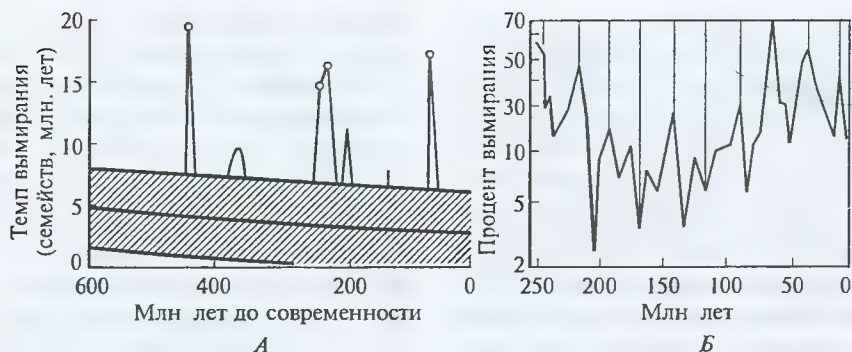
разных предков и первичных хордовых от каких-то беспозвоночных и прогистов.

Вымирание как естественный этап, способный завершать эволюцию части филогенетического древа, определяется теми же эволюционными факторами, что и «обычная» эволюция. Но при вымирании все факторы эволюции действуют как бы с обратным знаком. Например, давления мутационного процесса может «не хватить», чтобы дать достаточно материала для перестройки генотипа и всего генофонда в соответствии с новыми условиями; давление изоляции, возможно, оказывается чересчур сильным и превышает допустимые в данных условиях пределы (нарушается единство развивающейся группы); наконец, высокое давление естественного отбора может вести к размножению все меньшего числа особей.

Известно, что массовые вымирания бывали в истории Земли неоднократно (рис. 15.14). Чуть ли не ежегодно возникают различные гипотезы, обычно «космического» происхождения, для объяснения этих грандиозных исторических событий. Однако в геологическом прошлом даже самые массовые и катастрофические вымирания были, во-первых, не одновременными во всей биосфере, а во-вторых, были растянуты на миллионы лет. В результате освоения человеком биосферы в небывалых прежде масштабах (только около 30% территории планеты сейчас остаются мало преобразованными деятельностью человека) темпы антропогенного давления на природу превосходят все известные процессы в прошлом. Сейчас ежедневно в мире исчезает по одному виду животных и еженедельно — по одному виду растений. По обоснованным прогнозам, один вид животных скоро будет исчезать ежечасно. В нашей стране один вид позвоночных исчезает в среднем (за последние десятилетия) за 4—5 лет, что при сравнительно небольшом числе видов фауны позвоночных оказывается угрожающим.

Данные истории развития органического мира на Земле показывают, что, как правило, быстрее вымирают более специализированные формы (О. Марш)¹, такие формы

¹ Сказанное справедливо лишь для природных процессов. При антропогенном вымирании часто вымирают также и широко распространенные виды.



Р и с. 15.14. Темп вымирания (число вымерших семейств за миллионы лет) для 3500 семейств морских животных и растений. Видно, что средний темп вымирания (А — сплошная линия в центре) уменьшается за последние 600 млн лет. Пиками обозначены массовые вымирания. Б — более подробные данные за последние 250 млн лет. Обнаруживается периодичность вымирания через 26 млн лет (по Д. Раупу и Дж. Сепкоски, 1984). Катастрофичность вымирания искусственно подчеркнута тем, что все вымирания, происходившие в пределах яруса геохронологической шкалы, отнесены к его концу (из Л.П. Татарина, 1987)

скорее погибают при резком изменении среды обитания. Напротив, неспециализированные формы имеют тенденцию существовать (часто и обычно в незначительных количествах) на протяжении более длительных периодов. Можно сказать, что к вымиранию ведет расхождение между темпами эволюции группы и темпами изменения среды. При освоении достаточно широкой среды темпы эволюции группы могут быть низкими, но не приведут к вымиранию. Напротив, при «узкой среде» даже высокие темпы эволюции оказываются обычно недостаточными, чтобы поспеть за резкими изменениями среды. Оценивая значение вымирания в эволюции, нельзя упускать из виду то обстоятельство, что вымирание одних групп часто служит условием возникновения и распространения новых групп организмов, увеличения многообразия жизни на Земле. В то же время вымирание как эволюционный процесс — не обязательный момент в развитии группы, об этом свидетельствуют существующие филогенетические реликты (см. выше).

15.8. «Правила» эволюции групп

Сопоставления характера развития изученных ветвей древа жизни позволили установить некоторые общие черты эволюции групп. Эти эмпирические обобщения называются «правилами макроэволюции».

Правило необратимости эволюции (Л. Долло, 1893) гласит, что *эволюция — процесс необратимый и организм не может вернуться к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков*. Так, если в эволюции наземных позвоночных на каком-то этапе от примитивных амфибий возникли рептилии, то рептилии, как бы ни шла дальше эволюция, не могут вновь дать начало амфибиям. Вернувшись в просторы Мирового океана, рептилии (ихтиозавры) и млекопитающие (киты) никогда не становятся рыбами. Можно сказать, что если какая-то группа организмов в процессе эволюции вновь «возвращается» в адаптивную зону существования ее предков, то приспособление к этой зоне у «вернувшейся» группы будет неизбежно иным.

Правило необратимости эволюции в наше время получило существенное уточнение. Успехи генетики позволяют говорить о возможности повторного возникновения признаков на основе обратных мутаций.

Но признание *обратимости отдельных признаков* (П.П. Сушкин и др.) в филогенезе — отнюдь не признание обратимости эволюционного процесса в целом. Обратная мутация по признаку может привести к повторному возникновению данного аллеля, но не генотипа в целом; к вторичному появлению данного признака, но не фенотипа в целом. Статистически вероятно повторное возникновение мутаций, но статистически невероятно повторное возникно-

вание генных комплексов и целых фенотипов (Н.Н. Воронцов).

Правило прогрессирующей специализации (Ш. Депере, 1876) гласит, что *группа, вступившая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации*.

Если в процессе эволюции одна из групп позвоночных, скажем ветвь рептилий, приобрела адаптации к полету, то на последующем этапе эволюции это направление адаптации сохраняется и усиливается (например, птеродактили в свое время все более приспособлялись к жизни в воздухе). Поскольку организм определенного строения не может жить в любой среде, в выборе адаптивной зоны или ее части группа ограничена особенностями строения. Если эти особенности несут черты специализации, то организм обычно «выбирает» (точнее, в результате борьбы за существование попадает во все более частную среду), где его специализированные приспособления могут обеспечить успешное выживание и оставление потомства. Но обычно это ведет лишь к дальнейшей специализации.

Частный случай этого общего правила прогрессивной специализации — увеличение размеров тела особей в процессе эволюции позвоночных животных. Увеличение размеров тела, с одной стороны, связано с более экономным обменом веществ (уменьшение величины относительной поверхности тела) и должно рассматриваться как частный случай специализации. С другой стороны, дает хищнику преимущества в нападении, а жертве — преимущества в защите. Связь организмов в цепях питания неизбежно вызывает увеличение размеров тела во многих группах. У представителей других групп происходит уменьшение размеров тела. Например, при переходе к подземному образу жизни и обитанию в закрытых норах многие грызуны вторично стали более мелкими. Интересно, что сопряженной эволюции подверглась ласка (*Mustela nivalis*) — один из наиболее облигатных потребителей мышевидных грызунов в средней полосе. Ласка приобрела размеры тела, позволяющие преследовать мелких грызунов в норах. На этом примере видно, что выделяемые эмпирические эволюционные правила имеют относительное значение. Характер эволюции зависит в конечном счете от конкретных связей группы с эле-

ментами биотической и абиотической среды (всегда при постоянном контроле отбора, идущем на уровне микроэволюционных взаимодействий внутри популяций и биогеоценозов).

Правило происхождения от неспециализированных предков (Э. Коп, 1896) гласит, что *обычно новые крупные группы берут начало не от специализированных представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных*. Млекопитающие возникли не от высокоспециализированных форм рептилий, а от неспециализированных. Голосеменные растения возникли от неспециализированных палеозойских папоротникообразных. Ныне процветающая группа цветковых растений возникла не от специализированных голосеменных, а от неспециализированных предков, занимающих промежуточное положение между семенными папоротниками и беннетитовыми (см. гл. 6).

Причина происхождения новых групп от неспециализированных предков в том, что отсутствие специализации определяет возможность возникновения новых приспособлений принципиально иного характера. Трудно ожидать появления среди гелиминтов каких-то принципиально новых форм. У таких форм скорее могут возникнуть эволюционные изменения, направленные к лучшему прикреплению внутри организма хозяина, лучшему использованию питательных веществ, более эффективному способу размножения и т. п. Напротив, у такой группы, как практически всеядные средних размеров хищные, живущие в разнообразных условиях, большие потенциальные возможности развития в самых разных направлениях.

Высокая потентность неспециализированных групп в эволюции определяется борьбой за существование, которую они вынуждены вести. Но в историческом плане именно эти жесткие требования среды и приводят потомков неспециализированных групп на путь арогенеза, вызывая к жизни приспособления, которые потом оказываются перспективными для начала нового широкого аллогенеза (см. гл. 15).

Правило происхождения от неспециализированных предков оказывается, однако, далеко не всеобщим. Редко бывает так, чтобы специализация затронула в равной сте-

пени все без исключения органы и функции организма (вида). Эти остающиеся достаточно лабильными органы и системы могут открыть группе дорогу в другую адаптивную зону. Переход к птицам был осуществлен в группе рептилий, уже способных к лазанию и прыганию по ветвям деревьев, т. е. в специализированной с точки зрения развития приспособлений к передвижению группе. Переход к наземному образу жизни среди позвоночных был осуществлен формами, способными, по-видимому, передвигаться по твердому субстрату, заглатывать и использовать для дыхания кислород воздуха, т. е. опять-таки формами, крайне специализированными в этом отношении по сравнению с большинством обитавших в водоемах видов рыб. Оказывается, признаки, специализированные в одной среде, могут быть аргументными в иной (М.С. Гиляров). Ясно, что как неспециализированные, так и специализированные формы могут при определенных условиях стать родоначальниками новых, прогрессивных ветвей древа жизни.

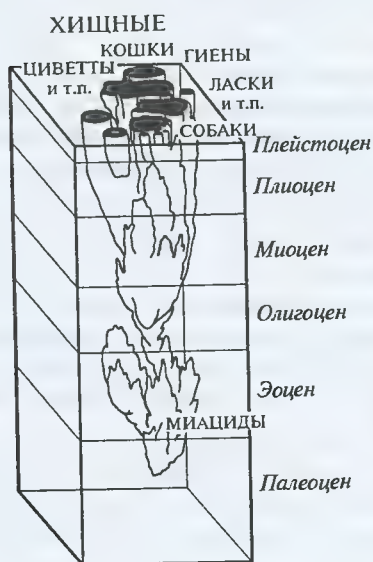


Рис. 15.15. Эволюционное древо хищных млекопитающих. Возникновение из единого ствола разнообразных семейств современных хищных: собачьих, медвежьих, енотовых, куньих, виверровых, гиеновых и кошачьих иллюстрирует правило происхождения от неспециализированных предков и правило адаптивной радиации (из А. Кейна, 1958). Пример трехмерного изображения филогенетического древа

Правило адаптивной радиации (Г.Ф. Осборн, 1902) гласит, что *филогенез любой группы сопровождается разделением группы на ряд отдельных филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от некоего исходного среднего состояния*. По существу, это правило не что иное, как принцип дивергенции, подробно описанный Ч. Дарвином (1859) при обосновании гипотезы естественного отбора. Дарвин говорил о внутривидовой приспособительной дивергенции к различной пище, несколько различным условиям существования и т. п. и рассматривал ее как обязательный этап образования новых видов. В дальнейшем принцип дивергенции был положен в основу представлений эволюционной морфологии об *идеоадаптациях* (А.Н. Северцов) и соответственно о развитии группы по пути аллогенеза, а в эволюционной палеонтологии — в основу представлений об «иррадиации» (В.О. Ковалевский, 1875) в процессе становления каждого крупного филума (рис. 15.15, см. рис. 6.4) и классов в систематике (Дж. Хаксли).

Правило чередования главных направлений эволюции. *Арогенная эволюция чередуется с периодами аллогенной эволюции во всех группах*. И.И. Шмальгаузен (1939) сформулировал это правило как *чередование фаз адапциоморфоза*.

Эволюция представляет непрерывный процесс возникновения и развития новых и новых адаптаций — адаптациогенез. Одни из вновь возникающих адаптаций оказываются очень частными, и их значение не вы-

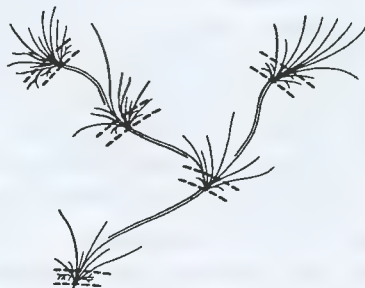


Рис. 15.16. Схема чередования главных направлений эволюции — смена периодов аро- и аллогенеза в развитии любой крупной группы (по Б.С. Матвееву, 1967)

Пунктир — периоды интенсивного аллогенеза в каждом пучке форм, двойные линии — арогенезы

ходит за пределы узких условий. Другие дают возможность выхода группы в новую адаптивную зону и непременно ведут к быстрому эволюционному развитию групп в новом направлении. Обычно одна из форм получает какую-то новую адаптацию (или комплекс адаптаций), оказывающуюся основой для следующего быстрого периода филогенетических новообразований (рис. 15.16).

Правило усиления интеграции биологических систем (И.И. Шмальгаузен, 1961) можно сформулировать так: *биологические системы в процессе эволюции становятся все более интегрированными, со все более развитыми регуляторными механизмами, обеспечивающими такую интеграцию.*

Сейчас в общих чертах известны основные направления такой интеграции, идущей на уровне популяции и биогеоценозов. На уровне популяции это означает поддержание определенного уровня гетерозиготности, которая является основой интеграции всего популяционного генофонда в сложную, лабильную и одновременно устойчивую *генетическую систему*, способную к саморегуляции (численности, структуры), генетико-экологическому гомеостазису.

Межпопуляционные взаимоотношения интегрируют отдельные популяции и их группы в вид как систему (см. гл. 12, 13). Интеграция в системе биогеоценоза определяет образование разными видами многих взаимодополняющих друг друга экологических ниш и слаженной работой биогеоценоза как элементарной биохорологической структуры в биосфере нашей планеты (с упорядоченными потоками вещества, энергии, информации). Высший уровень интеграции выражается в *эволюции самих механизмов эволюции* — проблема, которая начинает вырисовываться в современном эволюционном учении.

Несомненно, возможно выделение и других кроме шести выделенных нами выше «правил». Тут открыто широкое поле деятельности для исследователя-эволюциониста.

15.9. Моделирование филогенеза

Нельзя поставить эксперимент при изучении макроэволюции; каждый такой опыт длился бы миллионы лет. Но можно смоделировать процесс макроэволюции на ЭВМ.

Серия интересных экспериментов по машинному моделированию эволюции членистоногих и хордовых была выполнена в Рос-

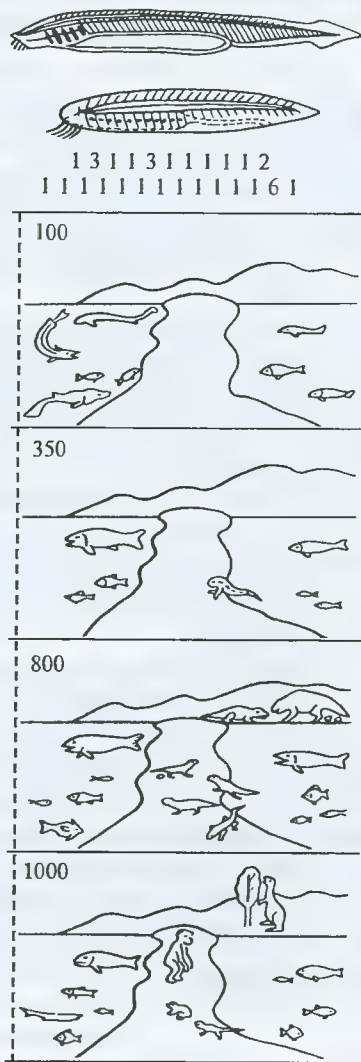


Рис. 15.17. Результаты моделирования хода эволюционного процесса (по Б.М. Медникову, 1979)

После 100-кратного отбора вариантов от прототипа хордовых, похожего на ланцетника (наверху), в море и пресных водах «появились» разнообразные рыбообразные с челюстями и парными плавниками. Через 350 млн лет на сушу «вышло» первое существо. Через 1 млрд лет появился двуногий хищник с освобожденными передними конечностями. При повторных экспериментах на сушу «выходили» существа с тремя парами плавников, конечным результатом в этом случае были наземные шестиногие с освобожденными передними конечностями

сии В.В. Меншуткиным и Б.М. Медниковым (рис. 15.17).

В машинную память заложили описание прототипа хордовых животных, аналогичного дожившему до наших дней ланцетнику (рис. 15.17 верх), цифры внизу — «генотип», машинное описание 24 признаков «вида». Этот исходный вид мог преобразовываться в другие, причем изменчивость была неопределенной (по Дарвину). Прогрессивные (усложняющие) и регрессивные (упрощающие) изменения были равновероятными. Исключались крупные скачки, например внезапное возникновение хорошо развитого органа.

После каждого временного шага, приблизительно соответствовавшего 1 млн лет палеонтологической летописи, машина производила перебор получившихся вариантов, оценивая их по степени приспособленности. При этом аутсайдеры стирались из памяти ЭВМ («вымирали»), а их ячейки занимали новые «приспособленные». Так моделировались борьба за существование и естественный отбор. Период, соответствующий времени от кембрия до наших дней, занял в эксперименте 45 мин.

На рисунках, сделанных по результатам разных этапов эксперимента, слева — море, справа — пресные воды. Их разделяет мостик суши. Размеры возникающих существ даны в логарифмическом масштабе, в метрах. Исходный «праланцетник» (небольшой, порядка нескольких сантиметров в длину морской червеобразный организм с мускулатурой, хордой и спинным мозгом, но без головного мозга и черепа) через 100 шагов (100 млн лет) породил множество рыбообразных существ — в че-

ще и костном панцире, крупных и мелких, хищников и мирных. Через 350 млн лет первый организм вышел на сушу, появились аналоги амфибий и рептилий и, наконец, млекопитающих. Через 1000 шагов на жизненную арену вышло странное существо — активный хищник с чрезвычайно высоким уровнем развития нервной системы, передвигающийся на двух ногах и имеющий освобожденные передние конечности.

Каждый новый машинный эксперимент при одинаковых исходных данных и неизменной программе давал различающиеся в деталях результаты. Например, в одном опыте рыбы вышли на сушу на трех парах плавников и в результате получились кентавры — четвероногие с освобожденными передними конечностями.

Первый вывод, который следует из этой серии экспериментов, — *макроэволюция неповторима и непредсказуема в деталях*. Второй вывод — для успешного протекания макроэволюции не обязательны разные потрясения вроде оледенений, горообразовательных процессов или космических катастроф. Они могут ускорить или замедлить эволюцию, но они не являются причиной. Двигатель эволюционного процесса — отношение членов биосферы между собой (биотические факторы). И самый главный вывод — *для макроэволюции достаточно дарвиновского принципа естественного отбора ненаправленных, случайно оказывающихся полезными в данных условиях изменений*.

В настоящей главе были рассмотрены основные закономерности эволюции филогенетических групп и выделены первичные и вторичные формы и направления эволюции групп. Было показано, что к двум главным направлениям эволюции групп — арогенезу и аллогенезу — может быть сведено все многообразие направлений групповой эволюции. Рассмотрены конкретные темпы макроэволюции и формообразования и кратко охарактеризованы шесть эмпирических правил эволюции групп. Выяснение особенностей эволюции филетических групп в последнее десятилетие резко ускорилось благодаря использованию методов молекулярной биологии и генетики и возникшие при этом проблемы рассмотрены далее в гл. 20.

Эволюция органов и функций

Говоря об эволюционных изменениях органов и функций, подразумевают, что в процессе филогенеза меняется не орган сам по себе, а группа особей, обладателей тех или иных органов. Поэтому мы в определенной мере искусственно выделяем эту проблему из раздела закономерностей эволюции групп. Такое выделение логически оправдано методологическим принципом расчленения единого сложного явления на части (что позволяет лучше познать изучаемое явление) и интенсивным развитием эволюционной морфологии, являвшейся на протяжении XX века лидером в изучении проблем макроэволюции.

Другое предварительное замечание касается соотношения понятий «орган» и «функция». *Форма* (орган, структура) в эволюции неразрывно связана с *функцией*. Как показано далее, в результате мультифункциональности всех органов и принципа смены функций всегда трудно определить, что первично — эволюционное изменение функций или же изменение строения органа, первоначально связанное с другой функцией. Для биолога такой спор в значительной мере схоластичен. С эволюционной точки зрения важен лишь сам факт постоянной взаимообусловленности формы и функции. Именно поэтому большинство из выделяемых ниже принципов относятся и к изменениям формы, и к изменениям функции, т. е. являются *морфофизиологическими принципами*.

16.1. Две предпосылки филогенетических преобразований органов

Для каждого органа характерна мультифункциональность, а для функции — способность изменяться количественно. Эти категории и лежат в основе всех принципов эволюционного изменения органов и их функций.

Мультифункциональность органов. В настоящее время не известен ни один монофункциональный орган. Напротив, число известных нам функций, присущих тому или иному органу или структуре, имеет тенденцию «увеличиваться» (по мере углубления знаний). Даже такой специализированный орган, как крылья летучих мышей, несет функции не только полета, но и схватывания добычи по принципу сачка (у настоящих летучих мышей); терморегуляции (у тропических летучих лисиц); продуцента витамина D, образующегося в основном в кожном покрове, и, наконец, органа осязания.

Прежде считалось, что маленький хвост у некоторых оленей действует как шторка, открывающая белое подхвостье, которое служит ориентиром для бегущих сзади оленей в густом лесу. Этологические исследования показали, что еще большее сигнальное значение имеет само помахивание хвостом, при котором развеивается вокруг резко пахнущий секрет хвостовых желез.

Общепризнано, что однопалая нога лошади едва ли не самое совершенное приспособление для быстрого бега. Однако в то же время нога лошади — эффективное оружие защиты от нападения хищников, орган рытья, а также несет некоторые этологические функции (движение ноги — «лошадь бьет копытом» — выражает настроение). Число примеров такого рода можно многократно увеличить.

Главная функция листа — фотосинтез. Кроме того, лист выполняет функции отдачи и поглощения воды, запасающего органа, органа размножения у одних форм, ловчего аппарата — у других и т. д. Даже для колосковых чешуй и остей у злаков характерно несколько функций: защиты, фотосинтеза, выделения, газообмена.

Мультифункциональность проявляется и на молекулярном уровне: молекулы белков полифункциональны.

Равным образом мультифункциональными оказываются не только органы экто-

соматические (в широком понимании — внешние), но и эндосоматические (внутренние). Селезенка у млекопитающих не только орган кроветворения, но и важнейшая железа внутренней секреции; функции желез внутренней секреции характерны и для половых желез, почек, печени, поджелудочной железы. Пищеварительный тракт — не только орган пищеварения, но и важнейшее звено в цепи органов внутренней секреции, а также важное звено в лимфатической и кровеносной системах. У растений сосудистые пучки — не только проводящие пути, но и важный конструктивный элемент, обеспечивающий поддержание определенной формы, и т. д. *Мультифункциональность органов и структур — одна из важнейших характеристик органической природы на Земле.*

Количественные изменения функций. Любые формы жизнедеятельности имеют не только качественную, но и количественную характеристику. В применении к функционированию того или иного органа или структуры это означает, что *одна и та же функция может проявляться с большей или меньшей интенсивностью.* Так, в природе всегда существуют те или иные степени проявления (выраженности, экспрессивности) каждой из известных нам функций; функция бега выражена сильнее у одних видов млекопитающих и слабее — у других, функция фотосинтеза в большей степени выражена у одних видов растений и в меньшей степени — у других и т. д. То же самое наблюдается и внутри одного вида: по любому из свойств всегда существуют количественные различия между особями вида (например, по остроте зрения, силе, особенностям терморегуляции, любому другому проявлению жизнедеятельности в широком смысле).

Часто количественные изменения функций обусловлены уменьшением или увеличением числа или размера однородных структур, которым присуща данная функция. Так, интенсивность дыхания клетки зависит от числа митохондрий, интенсивность фотосинтеза — от числа хлоропластов и содержания хлорофилла, интенсивность дыхания у позвоночных — от объема легких. Любая из функций организма количествен-

но меняется и в процессе индивидуального развития особи.

Эти две фундаментальные особенности — мультифункциональность органов и способность количественного изменения функции — и лежат в основе всех принципов филогенетического изменения органов.

16.2. Способы преобразования органов и функций

Известно более полутора десятков способов (*модусов*) эволюции органов и функций. Рассмотрим главнейшие из них.

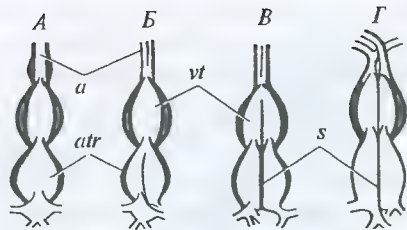
Усиление главной функции происходит очень часто в ходе эволюции отдельных органов. При этом оно достигается двумя путями: либо посредством изменения строения органа, либо увеличением числа компонентов внутри одного органа. Примеры первого рода — усиление функции мышечного сокращения в результате замещения гладкой мускулатуры поперечнополосатой, усиление функций фотосинтеза в связи с образованием палисадной ткани и мощности ее развития. Пример одного из путей усиления главной функции органа посредством крупных существенных изменений (ароморфозов) показан на рис. 16.1. Примеры второго рода — усиление функций клетки с увеличением развития соответствующих оргanelл, усиление функции хлоропластов с увеличением числа ламелл в них, развитие млечных желез у млекопитающих, идущее по пути значительного увеличения числа отдельных долек, вместе составляющих более мощную железу. Другим примером того же рода является увеличение дыхательной поверхности легких наземных позвоночных в процессе филогенеза в результате значительного увеличения числа альвеол. Одновременно с увеличением числа альвеол происходит и их известное гистологическое изменение, т. е. одновременно изменяется структура ткани и увеличивается число компонентов. Вероятно, такое комплексное изменение (строение органа и число компонентов) обычно происходит в процессе филогенетического усиления главной функции.

Ослабление главной функции — столь же обычный эволюционный процесс, как и ее усиление. При переходе китообразных к

водному образу жизни у их предков ослаблялась терморегуляционная функция волосяного покрова (у современных китообразных волосяной покров практически исчез). Это ослабление было связано с постепенным сокращением числа волос на поверхности тела. Отдельные стадии этого процесса можно представить посредством построения сравнительного эколого-анатомического ряда; у волка (*Canis lupus*) шерсть густая и участвует в терморегуляции; у обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) значение покрова в терморегуляции резко ослаблено и шерсть редкая, у моржа (*Odobenus rosmarus*) волосяной покров почти исчезает, у китообразных отсутствует полностью. Для водных млекопитающих это положение иллюстрируется и эмбриологическим рядом ластоногих: у новорожденного детеныша гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandica*) очень теплый защитный волосяной покров хорошо дифференцирован на разные типы волос; с возрастом, в результате последовательных линек, волосяной покров резко редет, строение его упрощается и он перестает служить органом терморегуляции.

В мире растений эволюция полупаразитических и паразитических форм может иллюстрировать ослабление функций фотосинтеза. Постепенное ослабление проводящей функции стебля наблюдается у водных цветковых растений из-за общего упрощения проводящей системы.

Полимеризация органов. При полимеризации происходит *увеличение числа однородных органов или структур*. Этот принцип осуществляется, например, при вторичном возникновении многочисленных хвостовых позвонков у длиннохвостых млекопитающих (приводит к усилению подвижности хвоста). В свою очередь, это может иметь многообразное функциональное значение: отмахивание от насекомых, использование хвоста как руля и опоры, для выражения эмоций и т. д. Процесс полимеризации структур происходит при увеличении числа фаланг в кисти некоторых китообразных (увеличение размеров и прочности плавника как руля глубины и поворотов). Процессы полимеризации органов особенно характерны для многих групп беспозвоночных



Р и с. 16.1. Схема эволюции сердца позвоночных. Пример усиления главной функции органа посредством ароморфозов.

А — двухкамерное сердце рыб; Б — трехкамерное сердце амфибий; В — четырехкамерное сердце рептилий (с еще не вполне разделенными желудочками, но разделенными предсердиями); Г — четырехкамерное сердце крокодилов, птиц, млекопитающих; атр — предсердие; s — перегородка; vt — желудочек; а — аорта (из А.Н. Северцова, 1936)

ных животных, строение тела которых имеет четкую повторяемость многих однородных структур (членистоногие и др.), а также для многих групп растений (увеличение числа лепестков или тычинок в цветке и др.).

Олигомеризация органов и концентрация функций — *уменьшение числа многочисленных однородных органов, органоидов, структур*, связанное, как правило, с интенсификацией функции, — широко наблюдается в эволюции. Например, путем слияния, интеграции разбросанных в разных местах чувствительных клеток и последующего объединения разных клеток в отдельные органы происходит в эволюции развитие органов чувств у беспозвоночных (В.Н. Беклемишев). У многих групп позвоночных отдельные, прежде самостоятельные крестцовые позвонки сливаются с тазовыми костями в прочный неподвижный блок, обеспечивая усиление опорной функции центрального звена заднего пояса конечностей. У части китообразных процесс олигомеризации затрагивает шейные позвонки, также превращающиеся в мощный костный блок — прочное основание для группы туловищно-головных мышц. При этом резко усиливается главная функция всего шейного отдела позвоночного столба по поддержанию головы.

Олигомеризация может быть результатом противоположного процесса — ре-

дукции *гомодинамных*¹ органов (например, редукция брюшных ганглиев у насекомых). В.А. Догель считал, что олигомеризация посредством редукции является в эволюции органов наиболее распространенной. Наконец, олигомеризация может происходить посредством дифференцировки, специализации и выпадения части гомологичных и гомодинамных органов. Так происходит развитие грушевидных органов у турбеллярий, развитие половых щупалец из хватательных у головоногих и т. д.

Уменьшение числа функций наблюдается в процессе эволюции главным образом при специализации какого-либо органа или структуры. Конечности предков китообразных несли много функций (опора на субстрат, рытье, защита от врагов и многие другие). С превращением ноги в ласт большинство прежних функций исчезло.

Увеличение числа функций можно продемонстрировать на примере возникновения способности запасать воду тканями стеблей или листьев у суккулентов (кактусы, агавы, толстянковые и др.). Увеличение поверхности оболочки семян у некоторых растений приводит к возникновению специальных летучек, способствующих аэродинамическому распространению семян. При увеличении числа функций главная функция, как правило, не меняется, а дополняется другими. Так, например, основная функция жабр у пластинчатожабрных моллюсков (*Lamelli-branchia*) — дыхание. Но у ряда форм в процессе эволюции жабры выполняют добавочные функции по транспортировке частиц пищи с током воды к ротовому отверстию, а у самок используются как выводковая полость для развития личинок.

Разделение функций и органов можно проиллюстрировать распадением единого непарного плавника, характерного для далеких предков всех рыб (единая кожная складка по боку тела), на ряд самостоятельных плавников, обладающих определенными частными функциями: передние и брюшные плавники становятся в основном рулями глубины и поворотов. Одним из специаль-

ных случаев проявления этого способа служит *принцип фиксации фаз* (А.Н. Северцов) в функционировании того или иного органа. Например, известно, что стопоходящие животные при беге часто поднимаются на пальцы (бегун на стометровке бежит практически на цыпочках, медведь во время быстрого бега также опирается лишь на дистальные отделы ступни и т. п.). При возникновении пальцехождения у копытных млекопитающих происходит как бы фиксация лишь одной из промежуточных фаз, характерных для движения предковых форм.

Смена функций. Смена главной функции — один из наиболее общих способов эволюции органов.

У ряда насекомых яйцеклад превращается в жало; главная функция, первично связанная с размножением, замещается функцией защиты. Ярким примером смены функций служит дифференцировка конечностей у десятиногих раков (*Decapoda*). Первоначально главной функцией всех конечностей была плавательная, а второстепенными — ходильная и хватательная. В процессе эволюции происходит расширение функций всех конечностей. При этом у части ног происходит смена главной функции — часть головных и передние грудные пары ног приобретают функции хватания и жевания как главные (рис. 16.2). Первые две пары головных ног (гомологи пальп полихет) становятся исключительно ходильными, брюшные конечности, оставаясь в основном плавательными, служат для вынашивания икры и транспортировки воды к органам дыхания — жабрам.

Многочисленны примеры смены функций у растений. Венчик цветка образуется из листьев, которые меняют функцию фотосинтеза на функцию привлечения насекомых (или более общо — на функцию, связанную с опылением). Образование клубней у растений также происходит в результате смены функций соответствующих частей растения: сначала отдельные части стебля или корня, из которых впоследствии развились клубни, были полностью связаны с транспортом и добыванием питательных веществ из почвы. Затем второстепенная функция временного хранения питательных

¹ *Гомодинамия* — сходство в строении между метамерными органами и структурами одной особи.

веществ приобрела характер главной и постоянной (столоны картофеля, топинамбура и т. п.). Этот пример смены функций можно рассматривать и как пример фиксации промежуточных фаз.

Способы эволюции органов и функций¹ разнообразны. Пока неясно, известны ли нам все способы. Наиболее общие из них: принцип смены функций в широком смысле (отражает возможность *качественного* изменения функций того или иного органа) и принцип количественного изменения выражения функций (отражает возможность *количественного* изменения функций). Еще раз подчеркнем, что связь формы и функции в эволюции настолько тесна и неразрывна, что правильнее говорить не об изменении формы и функции порознь, а о морфофизиологических преобразованиях.

После рассмотрения этих сравнительно простых принципов морфофизиологических преобразований рассмотрим более сложные, связанные с взаимным преобразованием ряда органов.

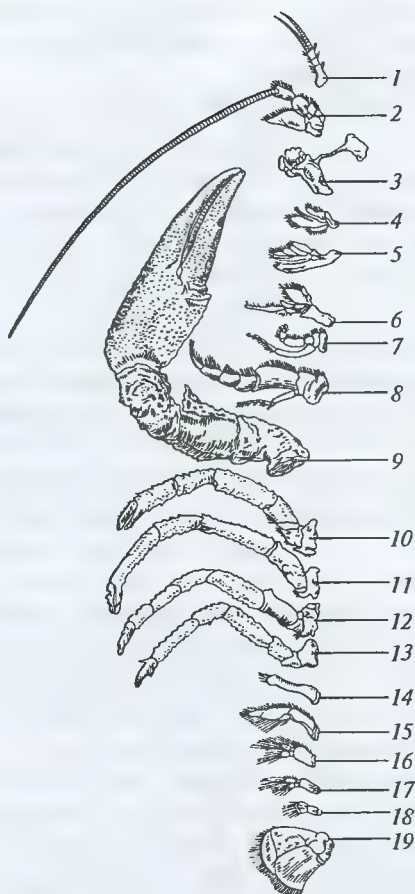
16.3. Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе

Любой организм (и особь в том числе) — координированное целое, в котором отдельные части находятся в сложном соподчинении и взаимозависимости. Взаимозависимость отдельных структур (корреляция) особенно хорошо изучена в процессе онтогенеза. *Корреляции*, проявляющиеся в процессе филогенеза, обычно обозначаются как *координации* (см. 14.3).

Динамика эволюционных взаимоотношений органов видна при анализе *принципов замещения, гетеробатмии и компенсации функций*.

Замещение органов и функций. Замещение органов происходит в том случае, если в процессе эволюции один орган исчезает, а его функцию у потомков начинают выполнять какой-либо иной орган или структура. Примером замещения (*субституции*) органов является замена хорды

¹ Некоторые более специальные принципы здесь на рассматриваются (в частности, принципы *симиляции органов и функций, активации, интенсификации и иммобилизации функций*).



Р и с. 16.2. Дифференциация конечностей речно-го рака (*Astacus leptodactylus*), связанная с разделением и сменой функций (из И.И. Шмальгаузена, 1969):

1—2 — органы чувств; 3—5 — челюсти; 6—8 — ного-челюсти; 9—13 — ходильные ноги; 14—18 — брюшные ноги (спаривание и удержание яиц); 19 — хвостовая нога (плавник)

сначала хрящевым, а затем и костным позвоночником. У растений принцип субституции прослеживается при образовании филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей у кактусоподобных форм: функция фотосинтеза переходит от листьев к стеблям. Примером субституции может служить возникновение своеобразного способа дыхания посредством сети кровеносных сосудов на пальцах у безлегочных саламандр (*Plethodontidae*). Функция дыхания, важная для организма, сохраняется, и кислород посту-

пает в кровь этих животных, но не через легкие или жабры, а через иные анатомические образования.

Гетеробатмия (от гетеро... и греч. bathmos — степень, ступень). Этот способ преобразования органов отражает часто встречающийся в природе *неодинаковый темп эволюции органов и означает разный эволюционный уровень развития различных частей организма* (А.Л. Тахтаджян). В организме существуют органы и целые системы органов, сравнительно слабо связанные между собой функционально (например, система органов движения и органов пищеварения и др.). Связь органов движения с органами опоры в эволюции животных, например, более тесная, чем органов движения с органами внутренней секреции, а у растений между эволюцией спорангиев и гаметангиев, проводящей системы стебля и цветка, тычинок и плодов нет ясно выраженных функциональных соотношений. Эти системы органов относятся к разным *координационным цепям* в эволюции, они могут меняться относительно самостоятельно, асинхронно (О. Абель).

В целом такое положение ведет к возможности осуществления разных темпов специализации систем органов в организме. Процесс эволюции, ведущий к возникновению такого положения, обычно называется *мозаичной эволюцией* (Г. де Бир). Организм выступает в известной мере как мозаика относительно независимых частей, а результаты такой эволюции — *гетеробатмией* (эволюционной «разноступенчатостью» отдельных систем органов)¹.

Чем теснее связаны между собой те или иные части и органы, тем слабее различия между ними в темпах эволюции. Резко выражена мозаичность (и соответственно гетеробатмия) в эволюции корня, стебля и листьев, с одной стороны, и цветка, плода и семени — с другой. В проводящей системе осевых органов, структуре листа, отдельных частях цветка мозаичность выражена слабее. В каждой крупной группе организмов гетеробатмия оказывается более выраженной среди относительно примитивных ее

представителей (у растений — магнолиевые, нимфейные, лютиковые). По мере продвижения группы от исходного типа нивелируются уровни специализации отдельных частей из-за усиления координаций (см. правило усиления интеграции в гл. 15). Если у эволюционно продвинутых групп происходит развитие по типу регресса, то вновь может наблюдаться усиление гетеробатмии, что отмечено в эволюции полупаразитов и паразитов среди растений.

Компенсация. Принципиально сходные с гетеробатмией явления наблюдаются и в эволюции каждой крупной системы органов: *быстрое изменение одних органов может компенсировать длительное отставание темпов изменения других органов той же системы* (Н.Н. Воронцов, 1961).

Например, у ряда грызунов специализация системы органов пищеварения к определенному образу жизни затрагивает в основном особенности строения желудка и в меньшей степени строения зубной системы. У других видов этой же группы млекопитающих приспособление может пойти в основном по пути изменения зубной системы (при меньших трансформациях кишечной трубки).

Принципы гетеробатмии и компенсации предостерегают от упрощенной реконструкции путей филогенеза той или иной группы лишь на основании сопоставления строения отдельных систем органов, так как разные органы и системы дают неодинаковую картину эволюционной «продвинутости».

Можно сказать, что всякая живая форма представляет мозаику из примитивных и продвинутых признаков, из более и менее специализированных черт. Такое положение возникает в результате неизбежно неодинакового давления отбора на разные системы органов и отдельные структуры (Э. Майр). Даже у человека наблюдается множество примитивных признаков (см. гл. 18). Другое и более широкое значение этих принципов состоит в том, что они позволяют глубже представить эволюционные возможности изменения той или иной организации в разных направлениях (несмотря на ограничения, накладываемое корреляциями).

¹ Иногда используются термины «перекрещивание специализации», «эволюционная гетерохрония признаков», «гетероэпистазия».

В самом деле, даже при сравнительно глубокой специализации того или иного вида к определенным условиям существования в каждой системе органов и в организме в целом всегда остаются «резервы» не затронутых специализацией структур, которые могут быть использованы при изменении направления естественного отбора. Это может быть осуществлено посредством субституции органов.

Субституция, гетеробатмия и компенсация в конечном итоге также основаны на мультифункциональности органов и их способности изменять выражение той или иной функции количественно. Эти основные эволюционные характеристики органов оказываются исходными и для процесса редукции органов.

16.4. Темпы эволюции органов и функций

В предыдущей главе подчеркивалось, что темпы эволюции можно рассматривать как скорость эволюции отдельных форм в целом (видов, родов, семейств и т. д.) и как скорость эволюции отдельных признаков и структур. Скорость эволюции отдельных признаков и органов иногда может быть практически более важной характеристикой. Например, важно знать, как быстро у того или иного вида может возникнуть невосприимчивость (резистентность) к применяемым химическим препаратам: к инсектицидам — у насекомых, к дефолиантам — у растений, к лекарственным препаратам — у человека и т. д.

Скорость эволюции отдельных органов, естественно, тесно связана со скоростью эволюции вида в целом; возникновение или значительное изменение органа всегда является видовым признаком и обычно связано с процессом видообразования. Поэтому *скорость эволюции органов практически должна быть близка к скоростям образования новых видов* (т. е. должна исчисляться сотнями и тысячами поколений). По-иному обстоит дело со скоростью образования отдельных новых признаков в попу-

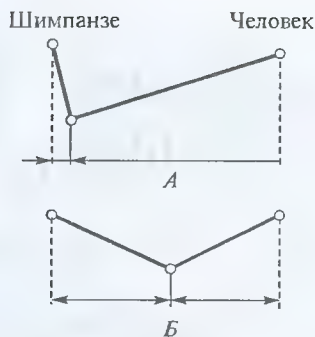


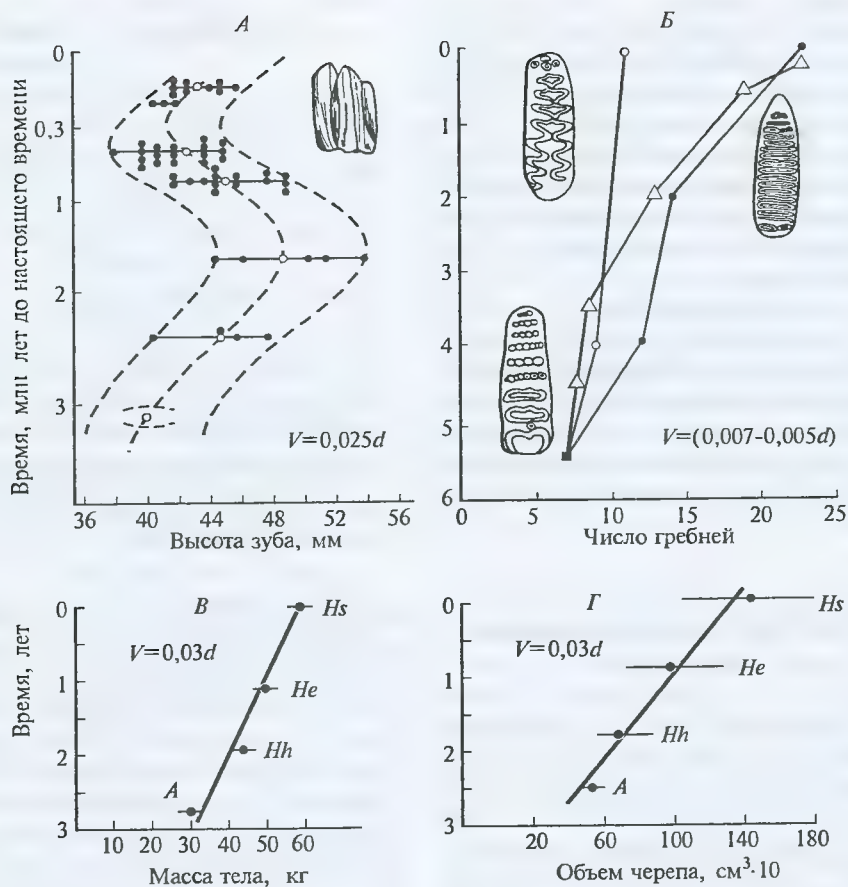
Рис. 16.3. Скорость эволюции разных признаков в предковых линиях шимпанзе (*Pan troglodytes*) и человека (*Homo sapiens*):

А — масштаб изменений внешнего облика; Б — масштаб изменений белков. Скорость изменения внешнего вида много выше у человека, скорость изменения белков одинакова (из В. Гранта, 1980)

ляциях или их группах. На протяжении жизни всего лишь десятка поколений отдельные популяции березовых пядениц (*Biston betularia*) приобрели признак меланизма, с такой же скоростью распространяются внутри вида многие другие признаки: нечувствительность к варфарину у крыс (см. 10.4), устойчивость к пестицидам у ряда видов насекомых и др. (см. гл. 21). Скорость эволюции любого признака или группы признаков, как показывает палеонтологический материал, может значительно изменяться на разных этапах эволюции всей группы, и при этом темпы эволюции признаков могут быть как сходными, так и различными (рис. 16.3).

Интересен вопрос относительно *скорости эволюции количественных признаков* (например, размер тела и его частей). Для измерения скорости эволюции таких признаков предложен показатель, названный «дарвином» (Дж. Холдейн); 1 дарвин соответствует изменению среднего значения (уменьшению или увеличению) данного признака на 1% за тысячу лет¹. Этот условный показатель учитывает не число поколений (более фундаментальную эволюционную характеристику), а астрономическое время.

¹ Иногда «дарвин» определяется как изменение признака в e раз за 1 млн лет (e — основание натурального логарифма).



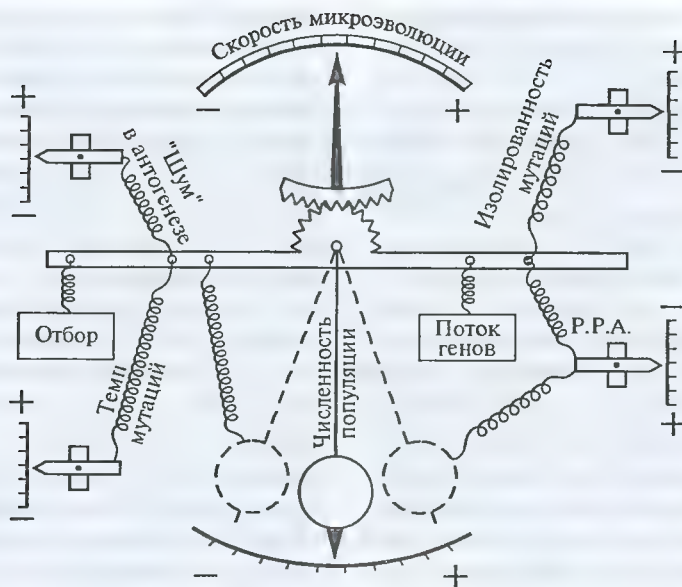
Р и с. 16.4. Темпы эволюции некоторых органов и структур:

А — величина коренного зуба зубров рода *Bison*; Б — число гребней коренного зуба в трех линиях слонов: индийского *Elephas maximus* (точки), африканского *Loxodonta africana* (кружки) и мамонта *Mammuthus primigenius* (треугольники); В — средняя масса тела в роде *Homo*; Г — объем мозговой коробки в роде *Homo* (А — *Australopithecus*, Hh — *H. habilis*, He — *H. erectus*, Hs — *H. sapiens*) (по данным разных авторов)

Однако и он дает возможность для некоторых сопоставлений. Так, темп эволюции многих признаков, касающихся размеров тела и скелета, составлял для млекопитающих от десятых долей до нескольких десятков дарвинов (рис. 16.3, 16.4), близкие величины найдены и для моллюсков.

Скорость эволюции отдельных признаков в популяциях, так же как и скорость эволюции целых структур и органов, зависит от многих факторов: численности особей в популяциях, числа популяций внутри вида, продолжительности жизни поколений (рис.

16.5). Однако скорость эволюции слонов, отличающихся не особенно быстрой сменой поколений, как показывают палеонтологические данные, по многим признакам может быть гораздо выше, чем скорость эволюции дрозофилы, имеющей ряд поколений в течение года. Можно сказать, что любые самые сложные факторы первично окажут свое воздействие на скорость изменения популяции и вида посредством изменения давления элементарных эволюционных факторов: мутационного процесса, волн жизни, изоляции и, главное, естественного отбора.



Р и с. 16.5. Схема влияния на скорость эволюции различных микроэволюционных факторов. На этой механической модели (предложенной Д. Шпирлихом, 1973) видно разнонаправленное взаимодействие эволюционных факторов. Р.П.А. — радиус репродуктивной активности особи (из А.В. Яблокова, 1987)

Мультифункциональность любого органа и способность количественного изменения функции — основы эволюционных преобразований органов.

В эволюции отдельных органов и функций разные принципы морфофизиологических преобразований взаимно переплетаются и выделить их в чистом виде трудно. При этом очевидна связь процессов преобразования функций с процессами преобразования органов: в основе всех преобразований органов в эволюции лежат процессы смены функций.

Процессы макроэволюции, выражающиеся в перестройках органов, тесно и неразрывно связаны с процессами микроэволюции и в конечном счете определяются изменениями популяций и видов. Существо этих процессов всегда состоит в возникновении и изменении адаптаций — адапциогенезе.

ГЛАВА 17

Эволюционный прогресс

Решение проблемы эволюционного прогресса важно для понимания путей развития органического мира и утверждения материалистического взгляда на природу. Однако

едва ли найдется в эволюционной биологии другая проблема, в отношении которой высказывалось бы столько противоречивых взглядов.

17.1. Понятие прогресса и его критерии

Прогресс — это лучшее, а не просто новое. Однако перечислить признаки, характерные для эволюционно «продвинутых» форм, нелегко, так как они оказываются различными в разных группах.

Прогрессивные изменения, несомненно, различны по масштабам: они могут быть общими и частными, крупными и мелкими. Нередко прогрессивные изменения ограничиваются совершенствованием отдельных органов (например, появление волосяного покрова и вскармливание детенышей молоком у млекопитающих, переход от актиноморфного к зигоморфному строению цветка, от свободнолепесткового к сростнолепестковому венчику у растений). К более общим прогрессивным изменениям относятся возникновение полового процесса, многоклеточность, дифференциация нервной системы, талломная организация у растений, фотосинтез, аэробное дыхание. Но даже крупные эволюционные изменения могут охарактеризовать прогресс лишь в некоторых группах организмов.

Прогрессивные признаки обычно ведут к «подъему общей организации и энергии жизнедеятельности» (А.Н. Северцов).

Более точные критерии для определения высоты организации выделить трудно. Степень сложности строения — ненадежный критерий. Например, внешне цветок колокольчика кажется более простым, чем цветок магнолии, состоящий из множества однородных частей (лепестков и тычинок). Однако цветок колокольчика, имея меньшее число частей, достиг их большей дифференциации. Некоторые головоногие моллюски имеют орган зрения более сложный, чем у млекопитающих. Но это не означает, что вся группа головоногих моллюсков стоит выше, чем млекопитающие. По одному отдельно взятому признаку трудно судить о высоте организации.

Даже степень дифференциации мозга не может быть надежным показателем высоты организации. Например, дельфины не уступают по строению нервной системы обезьянам (по многим другим признакам дельфины уступают высшим приматам). Поэтому при оценке «высоты» организации

надо учитывать комплекс фундаментальных признаков, например таких, как рост объема запасаемой информации, степень автономизации онтогенеза, повышение выживаемости индивидов, увеличение общей активности особи и т. д. Предложено более 40 критериев для определения высоты организации. Их можно сгруппировать по категориям системных, энергетических, экологических, информационных.

Относительность — главная характеристика прогрессивных изменений. Ч. Дарвин рассматривал прогресс как неизбежное явление в эволюции природы, связанное с усовершенствованием и постепенным «повышением организации» большей части живых существ. В то же время он подчеркивал, что естественный отбор не обязательно предполагает повышение организации и одновременное существование «низко- и высокоорганизованных» существ, не противоречит теории естественного отбора.

Всякое развитие в природе показывает-ся противоречивым и относительным. В связи с этим неопределенное понятие прогресса вообще можно расчленить на ряд взаимосвязанных, но лежащих несколько в разных плоскостях понятий (А.Н. Северцов, Дж. Хаксли, Н.К. Кольцов).

17.2. Классификация явлений прогресса

Выделяют следующие формы прогрессивного развития: прогресс *неограниченный, биологический, морфофизиологический и биотехнический*.

Неограниченный прогресс — наиболее общая форма прогресса. Его содержание составляет *объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человеческого общества*.

Переход простейших существ в млекопитающих через длинный ряд эволюционных изменений показывает, что в общих чертах неограниченный прогресс — факт неоспоримый. Линию на Человека как на существо, в котором *природа приходит к осознанию самой себя*, принято изображать в виде непрерывной цепи превраще-

ний от первичного протобионта до позвоночных животных и до возникновения человеческого общества. Переход шел через множество ступеней. Переход к высшей форме движения материи осуществился лишь в одной из ветвей развития живой природы. Все остальные ветви древа жизни рано или поздно получали (или сохраняли) признаки, «закрывающие» им эту дорогу. Последующая эволюция таких групп лишь увеличила возникшее отклонение. Примером может служить приобретение нашими далекими предками сначала полужесткой спинной струны — хорды, а затем прочной опоры в виде позвоночника. И какие бы значительные изменения ни происходили затем с «оставшейся» группой, возникшее принципиальное различие лишь углублялось. Так было в эволюции головоногих моллюсков, которые по развитию нервной системы продвинулись очень далеко, но пропасть, отделявшая их от главной линии развития в направлении возникновения сознания, от этого не сократилась. Вторичное приобретение китообразными многих специальных черт строения «закрывает» возможность достижения более высокой организации, привязывая их к сравнительно узким условиям существования.

С течением времени биосфера значительно усложняется (см. гл. 19), что неизбежно ведет к усложнению среды для каждой группы организмов. И на этом фоне появляются новые группы организмов, сначала малочисленные и незаметные, но через некоторое время они становятся *господствующими формами*. Так было с бесчелюстными в силуре, рыбами — в девоне, земноводными — в каменноугольном периоде, пресмыкающимися — в перми, млекопитающими — в кайнозое (см. гл. 5).

Для завоевания господствующего положения в биосфере появившиеся группы должны успешно конкурировать с прежними видами, обладать в каждом случае определенными особенностями, обеспечивающими им преимущество. Образно говоря, по горизонтали (т. е. в данный момент развития группы) всегда был эволюционный «спрос» на признаки, соответствующие сложившимся условиям, а по вертикали — «спрос» на приспособляемость к меняющимся условиям среды. Группы, в эво-

люции которых преобладали частные приспособления, шли по пути все более узкой специализации; таких было большинство. Наряду с ними в биосфере появлялись группы, признаки которых, первоначально возникшие как частные приспособления, в дальнейшем были перспективными и пригодными для жизни в разнообразных условиях. Они постоянно увеличивали свою независимость от прежних условий существования.

Главная причина «застоя» группы на пути неограниченного прогресса — это приобретение узкоспециализированных признаков. Отсутствие же узкой специализации прямо определяется частой сменой условий среды: она не позволяет осуществиться глубокой специализации органов и систем.

Продвижение по пути неограниченного прогресса связано не только с морфофизиологическими изменениями особей, но и с изменениями структуры популяции. Среди одноклеточных организмов связи между особями внутри популяции слабы. Каждая особь выступает как бы самостоятельно, реагирует на любые изменения среды без связи с другими. При возникновении стада или любой другой сложной структуры популяции реакция отдельной особи на изменение среды бывает неодинаковой (например, защита от врагов и добыча пищи не падают в полной мере на молодых особей у многих животных). Суть такой сложной структуры популяции — в переходе от непосредственных связей каждой особи со средой ко все более опосредованным. В то же время все более усложняющиеся отношения популяции с внешней средой *увеличивают относительную независимость особи от ее случайных, неблагоприятных влияний*. С приобретением новых особенностей наступало как бы «освобождение» особи, популяции, вида в целом от ограничивающих связей со старой средой, и этим они как бы «поднимались» над многими частными условиями среды. Степень «овладения» окружающим миром поэтому может служить одним из критериев при сравнении групп, шедших по пути неограниченного прогресса.

Развитие материи к социальной форме движения осуществлялось в ходе эволюции жизни на Земле по нескольким направлени-

ям. Возникновение разных ступеней такой социальной структуры известно среди общественных насекомых (пчелы, муравьи, термиты) и в ряде групп позвоночных животных (копытные, зубатые китообразные, приматы и др.). Несомненно, эти группы стоят на разных ступенях самопознания, но все они — эволюционные попытки выхода на более высокий уровень организации материи. По каким-то причинам развитие в направлении *социальности* оказывалось заторможенным то на одном, то на другом из его этапов. Только в одной из ветвей приматов социальность привела к развитию общества (см. гл. 18).

Итак, увеличение относительной независимости от прежних условий существования, освоение новых (более разнообразных) условий, приобретение группой каких-то новых перспективных особенностей типа ароморфозов, более высокая степень овладения окружающим миром — вот некоторые из главнейших критериев неограниченного прогресса. Другими критериями служат: повышение выживаемости особей, рост объема хранящейся каждой особью информации и совершенствование информационных связей между особями, автономизация онтогенеза (см. гл. 14), преодоление определенных энергетических барьеров и т. д.

Понятие неограниченного прогресса, связывая биологическую форму движения материи с соседними, является наиболее общим пониманием прогресса биологической формы движения материи.

Биологический (экологический) прогресс. При неограниченном прогрессе не всегда наблюдается увеличение численности особей в группах. «Низших» организмов часто оказывается значительно больше по абсолютному количеству, чем высокоорганизованных. Так, например, в 1 м³ почвы живет до 20 млрд (!) особей простейших. **Биологический (экологический) прогресс — победа вида (и другой систематической группы) в борьбе за существование, выражающаяся в увеличении численности особей, расширении ареала, росте числа подчиненных таксонов.**

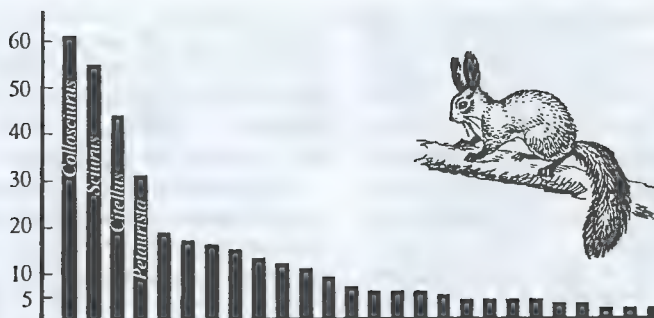
Биологический прогресс достигается как усложнением, так и упрощением организации. Конкретные пути достижения биологического прогресса включают такие морфо-

физиологические изменения, как *ароморфоз, идиоадаптация, общая дегенерация* (А.Н. Северцов).

Для организма паразита, обитающего внутри тела хозяина, большинство систем органов оказываются бесполезными. Упрощение организации при паразитизме бывает обусловлено переходом животных и растений от активного способа питания к пассивному, от подвижного образа жизни к сидячему. При этом у организмов редуцируются органы, несущие активные функции (конечности, нервная система, корни, листья и т. п.), но значительного развития достигают такие органы, как присоски, прицепки, половая система. В результате подобное упрощение организации ведет к увеличению численности вида и его экологическому процветанию. Например, водные цветковые растения, растения-паразиты и полупаразиты, животные-паразиты, усоногие раки, оболочники и другие организмы, эволюция которых шла по пути упрощения организации, являются биологически процветающими формами.

Практически нельзя найти особь животного и растения, у которой не были бы обнаружены те или иные паразиты. Паразитические существа представлены во всех классах *Protozoa*, в 13 из 14 классов червей, в 5 классах членистоногих; полупаразиты встречаются даже среди позвоночных животных. Среди высших растений паразитические виды встречаются более чем в 2000 родах (повилика, раффлезия, заразиха и др.), не говоря уже о многочисленных полупаразитах (омела, погребок, ясенец и др.). Во всех этих случаях (развитие паразитизма) упрощение организации ведет к успеху в борьбе за жизнь, т. е. к биологическому прогрессу.

Увеличение численности вида нельзя рассматривать как абсолютный критерий биологического прогресса. Увеличение числа особей любых видов должно иметь какую-то величину, ограниченную хотя бы пространством Земли. Далеко не просто определить степень биологического прогресса, используя критерий численности при сравнении далеких видов. Естественно, что численность слона несравнима с численностью дизентерийной амебы или домовых мух. Такие же трудности возникают при



Р и с. 17.1. Различия в числе видов, входящих в разные роды семейства беличьих *Sciuridae*, отражают степень биологической прогрессивности каждого рода (по В.Г. Гептнеру, 1965)

попытке уточнения степени экологического расцвета вида по размеру ареала или по числу подвидов внутри вида. Все эти показатели в качестве критерия биологического прогресса могут быть применены лишь в пределах группы близких видов.

В качестве критерия биологического прогресса внутри семейств и отрядов используется не число особей, а число видов в родах или число родов в разных семействах. Внутри отряда всегда есть отдельные семейства, очень многочисленные по числу входящих в них родов: внутри семейства отдельные роды резко отличаются по числу входящих в них видов (рис. 17.1). Группы, выделяющиеся численно в данном таксоне, и будут биологически прогрессивными. Таким образом, *важным критерием биологического прогресса оказывается число дочерних форм, образовавшихся из родоначальной группы.*

Биологический прогресс отражает успех группы в борьбе за существование. Успех может достигаться упрощением и усложнением организации; следовательно, «носителями» биологического прогресса могут быть как «высоко-, так и низкоорганизованные» формы. На знаменитый вопрос Дж. Хаксли «Кто прогрессивнее, туберкулезная бацилла или человек?» можно дать такой ответ: и туберкулезная бацилла, и человек — формы биологически прогрессивные, поскольку не сокращается занимаемый ими ареал и не падает их численность.

Групповой (ограниченный) прогресс. Понятие неограниченного прогресса слишком общо для применения в пределах разных стволов развития органической приро-

ды, поскольку, как писал Ч. Дарвин, «в каждом большом классе существуют ряды организмов от очень сложных до самых простых»¹. И понятие биологического прогресса, позволяя сравнивать отдельные формы по успеху в борьбе за существование, оставляет вне рассмотрения морфофизиологические особенности особей.

Известно, что каждая крупная таксономическая группа отличается от остальных таких же групп определенным планом строения (Ж. Кювье, И. Гёте). *Возникновение и совершенствование организации, происходящее в процессе эволюции данной крупной группы, составляет содержание группового прогресса.*

Этот прогресс отражает главные пути развития групп в разных царствах живой природы. Критерием такого прогресса является совершенствование морфофизиологической организации всей группы при сохранении общего плана строения. Например, критериями группового прогресса для архегонияльных растений служат усиление прикрепления к субстрату, переход ведущей роли к спорофиту в онтогенезе, появление сосудов и т. д. Возникновение проводящей системы, эпидермиса, устьичного аппарата, корневой системы имело важное значение для захвата высшими растениями суши. Этот процесс имел бы ограниченные последствия, если бы одновременно с перечисленными изменениями у растений не произошло освобождение процесса полового размножения от наличия ка-

¹ Дарвин Ч. Собр. соч. Т. 3. М. — Л., 1939. С. 213.

пельно-жидкой воды. Подобные изменения дали возможность потомкам примитивных наземных растений расширить среду обитания и привели группу к биологическому прогрессу (см. гл. 5). Кроме подобных морфофизиологических критериев, безусловно, должны существовать критерии молекулярно-генетические, отражающие изменения в организации популяций и видов, и критерии, отражающие изменения места группы в биогеоценозах; эти критерии для большинства групп пока мало разработаны.

План строения представителей крупных групп, таких, например, как типы, классы, определяет потенциальные возможности группы к дальнейшей эволюции. Например, из животных две группы в наибольшей степени освоили сушу — членистоногие и позвоночные. Хитиновый покров, трахейное дыхание, преобладание врожденных рефлексов над приобретенными (обусловлено особенностями строения нервной системы) жестко определяют организацию членистоногих. В биосфере Земли этот план строения группы обеспечил огромное разнообразие форм членистоногих по отдельным деталям, но объединяемых общими принципиальными чертами строения; численность видов только одной группы членистоногих — насекомых — превышает общее число всех остальных животных на Земле. У позвоночных же основные черты строения (внутренний скелет, развитие центральной нервной системы, преобладание условных рефлексов над безусловными и др.), напротив, оказались менее удачными для создания разнообразия видовых форм, но чрезвычайно перспективными для все возрастающего увеличения степени сложности организации разных групп.

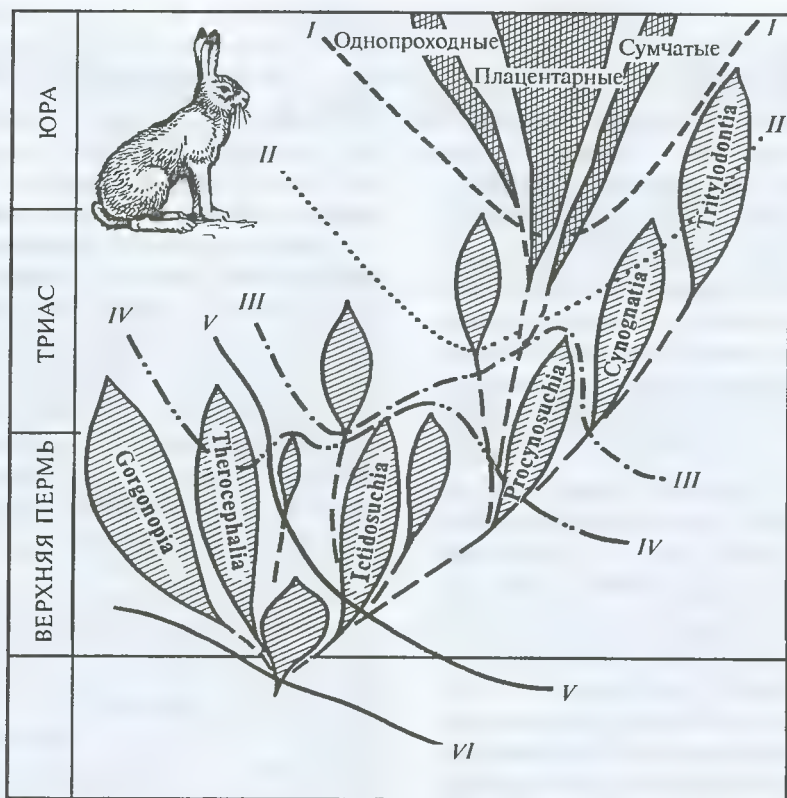
Групповой прогресс определяется не одним признаком, а комплексом их, возникших в процессе эволюции не сразу, а постепенно, на протяжении длительного исторического развития. Например, млекопитающие как группа характеризуются живорождением, теплокровностью, возникновением совершенной терморегуляции, определенным типом строения зубной системы, черепа, специфическим развитием головного мозга и т. д. Все эти признаки порознь имелись у разных групп рептилий, положивших начало стволу млекопитающих (рис. 17.2).

И только после того как эти признаки, возникшие в разное время и у разных групп, объединились в одной из переходных между рептилиями и млекопитающими группе, выделилась новая группа позвоночных — класс млекопитающих.

Биотехнический (физико-механический) прогресс. При сравнении филогенетических групп неродственного происхождения можно выделить органы и системы органов, которые с разной степенью эффективности выполняют одни и те же или сходные функции. Биотехнический прогресс выражается в возникновении технического совершенства природы. В процессе эволюции наблюдается дифференциация, централизация органов и функций, что приводит в конце концов к более эффективному выполнению любой из самых специальных функций; происходит как бы «увеличение, усиление, ускорение» выполнения всех жизненных отклонений. При этом нередко бывает и так, что орган какого-либо более древнего вида функционально (с технической точки зрения) оказывается совершеннее, чем соответствующий орган у представителя молодой группы. Так, органы, воспринимающие колебания субстрата у ряда рыб, амфибий и рептилий, в морфофункциональном отношении более совершенны, чем такие же органы у птиц и млекопитающих. Точно так же орган обоняния у ряда членистоногих функционирует во много раз эффективнее аналогичных органов у позвоночных.

Возникновение в процессе эволюции живой природы различных по строению и эффективности структур, связанных с выполнением одной и той же функции, и определяет возможность анализа рядов органов и структур по степени совершенствования. Иногда такой анализ важен для более глубокого изучения эволюции функций и решения чисто практических задач техники (бионика).

Основной критерий биотехнического прогресса — энергетические показатели организма, «коэффициент полезного действия» органов и систем (В. Франц). Так, например, при выходе позвоночных на сушу общий план строения глаза сохраняется, но усиливается его решающая способность. Если у рыб и земноводных аккомодация глаза происходит



Р и с. 17.2. Пример группового прогресса, осуществленного на основе приобретения комплекса признаков при возникновении класса млекопитающих (из Л.А. Татарина, 1975):

I — звукопроводящий аппарат из трех косточек; II — челюстное сочленение между чешуйчатой и зубной костями; III — мягкие, снабженные мускулатурой губы; IV — увеличенные полушария головного мозга; V — трехбугорчатые заклыковые зубы; VI — верхние обонятельные раковины. Каждый из перечисленных признаков является ароморфозом, обеспечивающим биологический прогресс соответствующей группы. Суммарно все эти признаки определили развитие млекопитающих по типу ароморфоза

только перемещением хрусталика — линзы, то у рептилий, птиц и млекопитающих вырабатываются механизмы, быстро изменяющие форму хрусталика, что помогает произвести более точную фокусировку изображения с меньшими энергетическими затратами. Переход от стопохождения (у большинства рептилий) к пальцехождению (у многих млекопитающих) — более эффективный способ передвижения на земле, так как он обеспечивает совершенство толчковой опоры и увеличение скорости передвижения.

Сущность биотехнического прогресса, как и любой другой формы прогресса, состоит в возникновении адаптаций под действием естественного отбора.

17.3. Взаимосвязь разных направлений прогресса

Отдельные формы эволюционного прогресса выступают не изолированно, а находятся в сложном взаимодействии. Часто трудно вычислить «чистый» результат той или иной формы прогресса, что обусловлено сопряженностью их действия в ходе эволюции и общностью движущих сил — элементарных эволюционных факторов.

Развитие по магистральной линии эволюции, приведшее к появлению социальной формы движения материи (неограниченный прогресс), шло не плавно, а со многими отклонениями.

Для успеха в этом направлении, по-видимому, нужны были, с одной стороны, изменения в разных системах органов, а с другой — существование группы в постоянно усложняющейся и разнообразной среде. Об этом свидетельствуют примеры развития таких групп, как социальные насекомые и некоторые виды зубатых китов (дельфины). Достижение изумительной сложности в организации социальной жизни, общественные насекомые не смогли перейти рубеж, отделяющий биологическую и социальную формы движения материи, видимо, потому, что для этого оказалась малоперспективной организация их нервной системы (преобладание инстинктов над индивидуальным обучением). Другая ветвь древа жизни, близко подошедшая к социальной форме движения материи, — некоторые виды дельфинов, обладающие мозгом, по ряду морфологических особенностей превосходящим человеческий, — не могла перейти рубикон из-за глубокой специализации остальных органов к очень стабильным и сравнительно однородным условиям водной жизни.

И при развитии общественных насекомых и дельфинов, как и во всех других случаях возникновения социальности в мире животных, все изменения в этом направлении оказывались в то же время и важными этапами биологического прогресса, определяющего успех группы в конкретных условиях существования. Изменения в направлении повышения организации не ограничиваются преобразованиями отдельных органов, а касаются организма в целом. Они ведут к коренному изменению образа жизни, эволюционных потенций их носителей. Дру-

гая особенность прогрессивных морфофизиологических изменений (типа ароморфозов) — это их эволюционная «фундаментальность», стойкость. Например, для эволюции всей последующей жизни значительным событием, имеющим отношение ко всем формам будущего прогресса живого, оказалось образование эукариотных форм.

Такие эволюционные приобретения, как преобразование ядерного аппарата клеток (путем дифференцировки), интенсификация процессов обмена веществ, связанная с совершенствованием ферментативных внутриклеточных систем, возникновение полового процесса и многоклеточности, нарастающая в ходе эволюции дифференцировка индивидов, оказывались одновременно связанными с биотехническими, морфофизиологическими, экологическими формами прогрессивного развития.

Прогрессивному развитию способствует обитание эволюционирующей группы в экологической зоне, за пределами которой находятся новые зоны. Выход в новую адаптивную зону способствует крупным эволюционным скачкам (Дж. Симпсон, И.И. Шмальгаузен, М.С. Гиляров). С выходом в новую зону темпы эволюции группы ускоряются, так как при этом ароморфные изменения дают большие преимущества в смысле использования среды. На основе достигнутой организации идет экологическая экспансия (биологический прогресс) ароморфной ветви.

Анализ взаимоотношений форм прогресса показывает их взаимосвязь и взаимобусловленность.

Современная наука пока не в состоянии дать одно всеобъемлющее определение понятия «прогресс» в живой природе.

Из всех форм прогресса неограниченный прогресс является наиболее общим. Другими формами эволюционного прогресса являются биологический, групповой и биотехнический прогресс.

Раздел эволюционного учения, связанный с формулировкой понятия «прогрессивное развитие», при сохраняющейся неполноте анализа, важен не столько для развития теории биологической эволюции, сколько для общего понимания эволюционного процесса с позиций философского осмысления итогов эволюции.

Антропогенез

Несмотря на то что проблемы антропогенеза — возникновения человека — с чисто зоологической точки зрения представляют частный филогенетический вопрос, они традиционно включаются в изложение основ эволюционного учения. Причина тому, с одной стороны, — огромное методологическое значение материалистического решения вопроса о происхождении человека, а с другой — возможность проследить, как закономерности органической эволюции, действующие на уровне биологической формы движения материи, уступают место иным, связанным с возникновением социальной формы движения материи.

Как уже упоминалось (см. гл. 1), представления о естественном возникновении человека от обезьяноподобных предков в результате эволюции существовали в Индии еще 3 тыс. лет назад. К. Линней (1735) впервые научно определил место человека, поместив его в класс млекопитающих и отряд приматов. Хотя сам Линней считал, что он отразил тем самым план Творца, распространение «Системы природы» было специально запрещено католической церковью. Ж.Б.П. Ламарк в «Философии зоологии» (1809) описывает последовательные этапы происхождения человека от обезьяноподобного предка. Однако основную роль в доказательстве животного происхождения человека сыграла книга Ч. Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (1871), которая содержала огромное число систематизированных фактов из разных областей биологии и палеонтологии, получающих свое естественнонаучное объяснение только в случае признания развития человека от ствола древних обезьян. Ч. Дарвин подчеркивал при этом, что современные человекообразные обезьяны не могут рассматриваться как предки человека — они как бы наши двоюродные братья.

Не рассматривая более подробно историю дальнейшего изучения антропогенеза, отметим, что за последние 40—50 лет в ан-

тропологии накопились данные, позволяющие не только ответить на многие важнейшие вопросы, связанные с происхождением человека, но и поставить ряд новых проблем.

18.1. Место человека в системе животного мира

Появление в процессе эмбрионального развития человека хорды, жаберных щелей в полости глотки, дорсальной полый нервной трубки, двусторонней симметрии в строении тела определяет принадлежность человека к типу хордовых (*Chordata*). Развитие позвоночного столба, сердца на брюшной стороне тела, наличие двух пар конечностей — к подтипу позвоночных (*Vertebrata*). Теплокровность, развитие млечных желез, наличие волос на поверхности тела свидетельствуют о принадлежности человека к классу млекопитающих (*Mammalia*). Развитие детеныша внутри тела матери и питание плода через плаценту определяют принадлежность человека к подклассу плацентарных (*Eutheria*). Множество более частных признаков четко определяют положение человека в системе отряда приматов (*Primates*) (табл. 18.1).

Итак, с биологической точки зрения, человек — один из видов млекопитающих, относящихся к отряду приматов, подотряду узконосых.

Современные человекообразные обезьяны — шимпанзе, горилла, орангутан, гиббоны — представляют формы, около 10—15 млн. лет назад уклонившиеся от линии развития, общей с человеком. По молекулярно-биологическим данным (М. Гудмен) ближайшим к человеку из существующих приматов является шимпанзе (*Pan*). Геном шимпанзе отличается от генома современного человека менее чем на 1% всех нуклеотидов, и эта молекулярная дивергенция произошла около 10 млн лет назад.

Т а б л и ц а 18.1. Комплекс признаков, определяющий положение родов в системе отряда

Ordo Primates	Subordo Anthropoidea	Familia Pongidae	Genus <i>Homo</i>
Конечности хватательного типа (первый палец обычно противопоставлен остальным). На пальцах у большинства ногти. Ключицы развиты хорошо. Кисть способна к пронации и супинации (локтевая кость свободно вращается вокруг лучевой). Зубная система неспециализированная. Глазница отделена от височной ямы, и глаза направлены вперед. Обычно один детеныш	Ногти плоские. Значительное развитие головного мозга. Заметная редукция обонятельного мозга. Присутствие двух верхних и двух нижних резцов. Коренные зубы несут три (и более) бугра на жевательной поверхности. Хрящевые кольца трахеи незамкнутые. Матка простая. Плацента гемохориальная, отпадающая. Хорошее развитие мимической мускулатуры. Сосков млечной железы одна пара.	Присутствие дуг, петель и замкнутых фигур в пальцевых узорах. Редукция хвостового отдела позвоночника. Укрепление таза посредством уменьшения числа грудопоясничных позвонков до 16—18 и увеличения числа крестцовых (4—5). Грудная клетка бочкообразная. Позвоночный столб с изгибами. Грудина короткая и широкая, образована единой костью. Характерная форма жевательной поверхности коренных зубов («узор дриопитека»), третий коренной — самый малый по размерам. Наличие аппендикса, большое число извилин на полушариях головного мозга. Полное перекрытие мозжечка полушариями головного мозга. Заметное развитие лобных долей полушарий головного мозга. Присутствие четырех основных групп крови (A, B, O, AB). Мочевая кислота не превращается в аллантоин, а выделяется с мочой. Присутствие хорошо развитой верхней губы. Значительное поредение волосяного покрова на теле. Кариотип из 48 хромосом	Объем мозга выше 900 см ³ при очень сложном строении. Прямохождение и группа признаков строения скелета, мускулатуры, топография внутренних органов, связанная с таким положением тела. Резкие изгибы позвоночника как рессоры. Развитие седалищных и икроножных мышц. Положение черепа вертикальное. Относительно длинный и очень толстый первый палец на руках. Строение гортани, связанное со способностью произносить членораздельные звуки. Резкое сокращение лицевого отдела черепа. Малый размер клыков. Отсутствие гребня на черепе. Развитие подбородочного выступа. Специфическое распределение волос на теле. Сильное развитие эrogenных зон на теле (губы, груди, ягодицы). Кариотип из 46 хромосом

Рамапитеки. В предгорьях Гималаев в Индии, Пакистане, Юго-Восточной Африке, Ближнем Востоке и Центральной Европе были найдены останки ископаемой крупной обезьяны — *рамапитека* (от Рама — имени одного из главных богов индийского пантеона), — по строению зубов оказавшейся промежуточной между современными человекообразными обезьянами и человеком, жившем около 8—14 млн лет назад. В это время, как показывают палеоклиматические данные, на Земле стало немного холоднее и на месте прежде необъятных тропических лесов стали возникать саванны. Именно в это время рамапитеки «вышли из леса» и стали приспосабливаться к жизни на открытом пространстве. Можно

только догадываться, что послужило причиной этой экологической перестройки, возможно, поиски пищи, которой стало меньше в джунглях, или желание избежать каких-то сильных хищников.

На открытом пространстве потребовалась физическая перестройка организма обезьяны: преимущество получали те особи, которые могли дольше продержаться на двух ногах — в выпрямленном положении. В высокой траве для высматривания добычи и врагов такое положение тела более выгодно. И какие-то рамапитеки «встали на ноги».

Рамапитеки представляли большую и многочисленную группу видов. В период



Рис. 18.1. Возможная схема филогенеза человекообразных форм (по данным разных авторов)

около 10—8 млн лет назад (или раньше) немногие виды (популяции?) их должны были сделать следующий шаг, начав использовать орудия труда не от случая к случаю, а регулярно и постоянно. Возможно, что именно это обстоятельство послужило причиной возникновения нового пучка форм человекообразных существ — *австралопитеков* (рис. 18.1).

Находки, сделанные главным образом в Южной Африке, позволяют представить облик существ, находившихся в основании развития линии приматов, приведшей к возникновению рода *Homo*. Их стали называть австралопитеками (от лат. *australis* — южный, *pithecus* — обезьяна).

Австралопитеки — сравнительно крупные существа, 20—65 кг массой, 100—150 см ростом, на коротких ногах при выпрямленном положении тела. У них получили мощное развитие мышцы ягодиц, положение затылочного отверстия было сходно с таковым человека, что также говорит о выпрямленном положении тела.

Значительное сходство с человеком у австралопитековых отмечается в строении зубов и зубной системы: клыки небольшие (отличие от всех обезьян), зубы расположены в виде широкой, как у человека, дуги. У большинства видов предкоренные зубы двубугорковые, как у человека.

Масса мозга австралопитеков была 450—550 г (средняя масса мозга горилл 460 г, но при этом надо учесть, что размеры тела у горилл много больше). Судя по внутренним следам мозговой полости черепа

(эндокранам), при общем значительном развитии мозга выпуклости в заднем отделе височной области (характерной для человека) у австралопитеков еще не было.

Австралопитеки — обитатели открытых пространств. Слабое развитие клыков согласуется с предположением, что функции нападения и защиты у них должны были перейти к свободным рукам. В слоях, где найдены останки австралопитековых (число находок исчисляется сотнями), обнаружены многочисленные кости мелких павианов со следами сильных раскалывающих ударов. Орудиями, которые могли нанести такие повреждения, были крупные гальки, а также длинные кости крупных копытных и челюсти других животных. Австралопитеки широко использовали как ударные орудия палки, камни, кости копытных и т. д. Охотились они и на подобных себе — на ряде найденных черепов есть явные следы ударов, и чаще эти удары приходились на левый висок жертв, т. е. австралопитеки были, как и люди, в основном правшами. Судя по строению зубной системы, эти животные были всеядными. Развитая передняя конечность с отставленным первым пальцем свидетельствует, что они могли быть способны к примитивной обработке орудий труда. Среди каких-то видов этих существ, по-видимому, началось *освоение огня*. Во всяком случае следы длительно существовавшего костра найдены вместе с останками прометея австралопитека.

Судя по ископаемым находкам, они жили 8 млн — 750 тыс. лет назад.

Одновременно существовало несколько разных видов австралопитеков, различающихся по величине и телосложению, строению зубов (более травоядные и более всеядные) и распространению. Наиболее вероятным «кандидатом» в непосредственные предки ствола рода *Homo*, по-видимому, является менее дифференцированный афарский австралопитек (*A. afarensis*), останки которого найдены в Эфиопии, в слоях возраста около 3,5 млн лет. Специализированные виды австралопитеков обитали уже вместе с ранними формами человека и могли быть его жертвами. Существует предположение, что к австралопитекам могли относиться крупные мегантропы Восточной Азии, жившие, по-видимому, даже 300—400 тыс. лет назад).

Австралопитеки по многим чертам были гораздо ближе к человеку, чем современные человекообразные обезьяны; это сходство, впрочем, более выражается в строении зубной системы и типе локомоции, чем в строении мозга. Они использовали примитивные орудия, у них были свободными руки.

18.2. Основные этапы эволюции рода *Homo*

В 1959 г. на склоне кратера Нгоронгоро (плато Серенгети, Танзания) в Олдовайском ущелье вместе с останками одного из австралопитеков (зинджантропа) были найдены кости посткраниального скелета, а в 1960 г. на том же месте — череп существа, значительно более близкого человеку, чем австралопитеки. В 1961—1977 гг. несколько десятков фрагментов сходной формы были найдены здесь же и в других местах Африки (в частности, в районах Хадара, на берегу оз. Туркана, Кения).

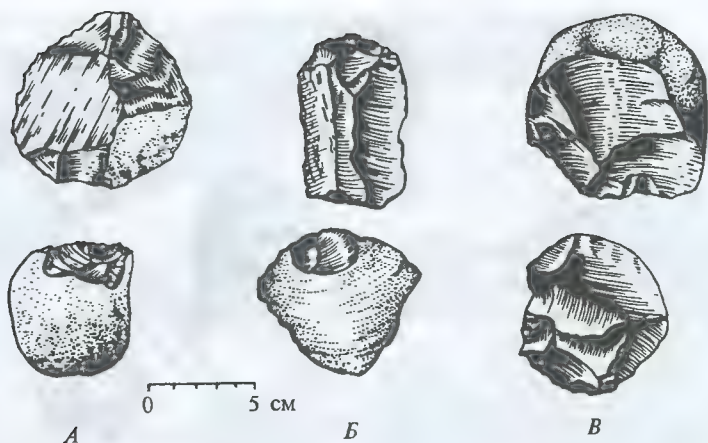
Это существо называли *Homo habilis* — *Человек умелый*. Возраст этих находок сейчас определен — 2 млн лет.

Человек умелый. Масса головного мозга *H. habilis* была около 650 г (до 775 г). В отличие от человекообразных обезьян и точно так же, как у современного человека, первый палец стопы Человека умелого не был отведен в сторону. Это показывает, что морфологические перестройки, связанные с прямохождением, здесь полностью завер-

шились. Концевые фаланги кисти *H. habilis* такие же короткие и плоские, как у современного человека. Общая численность вида в момент его наибольшего расцвета была невелика — порядка 125 тыс. человек. Немногочисленные популяции этого — уже не австралопитека, но еще не вполне человека, — должны были находиться в жестокой внутривидовой борьбе с другими процветающими группами австралопитеков (последних было, по-видимому, несколько миллионов особей). Австралопитеки, безусловно, были биологически (экологически) прогрессивнее Человека умелого (см. гл. 17.2). Еле-еле выживая, *H. habilis* прорывался в совершенно новую адаптивную зону — зону труда.

Вместе с *H. habilis* были найдены грубые галечные орудия (рис. 18.2) и кости животных, явно расколотые для добывания мозга. Некоторые *рубила* — кварцевые гальки, подправленные ретушью, сделаны из материала, принесенного из районов, удаленных на 70—80 км. Значение находок таких орудий огромно, так как *трудовая деятельность является границей, отделяющей Человека от остальной природы*. Находка *H. habilis* — творца *галечниковой культуры* — находка первого (или одного из первых) вида Человека на Земле.

Архантропы. Итак, по крайней мере в одной из ветвей богатого видами ствола австралопитеков возникла и развивалась способность к производству орудия труда, что было тесно связано с дальнейшим развитием прямохождения и головного мозга. Вероятно, в этот же период произошло и широкое освоение огня. Все названные особенности, вместе взятые, давали такие большие преимущества, что около 2 млн лет назад началось быстрое расселение *H. habilis* по Африке, Средиземноморью, Южной, Центральной и Восточной Азии. Расселяясь и попадая в новые условия существования, они образовывали отдельные изолированные формы. К настоящему времени известно около десятка таких ископаемых форм (представленные останками многих десятков, если не сотен особей), занимающих по многим существенным признакам промежуточное положение между современным человеком, с одной стороны, и австралопитековыми — с другой. Все эти формы, суще-



Р и с. 18.2. Орудия архантропов, найденные:

А — к востоку от оз. Туркана, Кения, олдовайская культура, около 2 млн лет назад; Б — в Закарпатье, у пос. Королева, около 400 тыс. лет назад; В — в Таджикистане, около 200 тыс. лет назад (по данным разных авторов)

ствовавшие одновременно или частично сменявшие друг друга, жили примерно с 2 млн до 140 тыс. лет назад. С зоологической точки зрения эти формы, названные *архантропами* (от греч. *archaios* — древний, *anthropos* — человек), видимо, относятся к одному большому виду, или надвиду (комплексу видов), — *Homo erectus*¹.

Внешне они были во многом похожи на современного человека (рис. 18.3), хотя по таким существенным чертам, как мощное развитие надбровного валика, отсутствие настоящего подбородочного выступа, низкий и покатый лоб и плоский нос, они еще достаточно отличались от более поздних форм человека. Масса их головного мозга (около 800—1000 г) значительно превосходила таковую *Homo habilis*, т. е. достигала или даже превосходила низшие пределы нормально развитого мозга современного человека (средняя масса мозга *H. sapiens* около 1300 г). В строении мозга древнейших людей были некоторые существенные особенности, отличающие его от мозга более развитых позднейших форм: передний отдел лобных долей имел клювовидную форму, теменная область была уплощена, височные доли — узкие.

Средний рост тела древнейших людей, несомненно, был не одинаков в разных частях Ойкумены. Средний рост мужчин *H. erectus* в Китае был около 160 см, женщин — 150 см; на Яве жили более рослые существа. О существовании значительного полового диморфизма в строении тела свидетельствуют резкие различия в размерах зубов мужских и женских черепов. Среди древнейших людей были и более крупные формы.

Можно представить и образ жизни этих существ. Прежде всего они отличались развитой орудийной деятельностью. С помощью уже совершенных ручных рубил, обтесанных с двух сторон, и каменных «сечек» — чопперов (разновидность рубила с односторонним рабочим краем; типичные рубила были более распространены в Европе, чопперы — в Азии) — эти люди могли разделывать убитых животных. Они успешно охотились на слонов, буйволов, носорогов, оленей, грызунов, крупных птиц (страусов и др.), несомненно, не упускали случая убить и съесть себе подобных. Значительную роль в пище древнейших людей играли ягоды, плоды, коренья, зелень.

Древние люди жили в основном в пещерах и были способны строить примитивные укрытия из крупных камней (типа «каменных ящиков»). На месте постоянных стоянок обычно использовали огонь (вопрос о возможности добывания огня неясен,

¹ Предложено много названий для разных представителей этой группы. Для общего рассмотрения нет необходимости в более детальном делении этих форм, среди которых систематически выделяют до 9 подвидов.



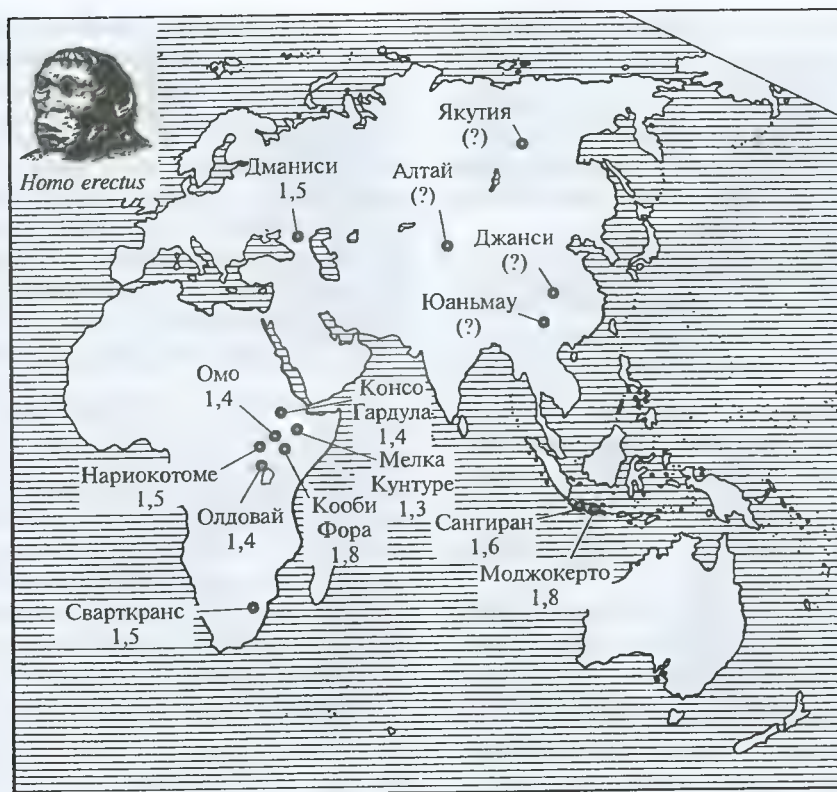
Р и с. 18.3. Филогенетическое древо рода *Homo* и его ближайших предков. Обращает внимание типичный для всех других ветвей древа жизни пучковидный, мутовчатый характер развития отдельных ветвей, отражающий последовательно наступавшие периоды адаптивной радиации (аллогенеза) (по данным разных авторов)

скорее всего они поддерживали долгие годы огонь, зажженный, например, молнией).

Суровая жизнь во многом еще мало отличалась от звериной. Об этом свидетельствует и то обстоятельство, что детская и юношеская смертность была очень высокой. Трудовая деятельность, стадный образ жизни привели к дальнейшему развитию мозга. Архантропы переступили рубикон. Судя по размеру мозга, они должны были обла-

дать настоящей речью (рубриком для этого считается масса мозга, близкая к 750 г; именно при такой массе мозга овладевает речью современный ребенок). Речь, несомненно, была очень примитивной, но это была речь, а не отдельные сигналы животных.

Реконструкция мышц и связок и моделирование речевого аппарата показали, что (в отличие от Человека умелого, владевшего еще не всеми гласными) архантропы,



Р и с. 18.4. Места и время обитания (млн лет) архантропа по Ойкумене (по данным разных авторов)

жившие в пещерах Южной Франции около 450 тыс. лет назад, были в состоянии издавать такие звуки, как «аах», «чен», «реу», и овладели уже всеми гласными. Возникновение речи, основанное на трудовой деятельности и общественном образе жизни, должно было дать мощный толчок развитию в том же прогрессивном направлении — выделении человечества из мира органической природы.

Сейчас изучено значительное число форм древнейших людей. Наиболее известные — *питекантроп* (Ява), *синантроп* (Китай), *гейдельбергский человек* (Средняя Европа), *атлантроп* (Алжир), *телянтроп* (Южная Африка), *олдовайский питекантроп* (Центральная Африка).

По времени существование данных архантропов совпадает с существованием поздних австралопитеков и *H. habilis*. Предполагают, что архантроп охотился и на Человека умелого, и на австралопитеков. Общая численность архантропов достигала в период их расцвета 1 млн человек.

Итак, 5,0—2,0 млн лет назад развитие одной из ветвей австралопитеков привело к возникновению *H. habilis*, а в результате возникновения таких принципиальных адаптаций, как освоение огня и производство орудий труда, в дальнейшем привело к новой вспышке формообразования (не менее девяти подвидов) комплекса форм *H. erectus*. Эти прогрессивные в целом формы широко расселились по теплой зоне Африки, Европы и Азии (рис. 18.4) и эволюционировали в нескольких различных направлениях. Однако основным перспективным направлением эволюции было продолжающееся увеличение головного мозга, развитие общественного образа жизни, совершенствование в изготовлении орудий, расширение использования огня.

Несмотря на все большее сходство с современным человеком, древнейшие люди по ряду существенных морфологических признаков отличались от современного человека (см. рис. 18.3). Их эволюция направля-

лась в основном еще биологическими факторами, включавшими жесткий естественный отбор, связанный с внутривидовой борьбой за существование. После периода максимального расцвета 600—400 тыс. лет назад эти формы исчезли, дав начало новым группам — *палеоантропам* (неандертальцам) и неантропам.

Неандертальцы (палеоантропы). Более чем в 400 местах Европы, Африки, Передней, Средней, Центральной и Восточной Азии, в Индонезии обнаружены ныне останки существ, живших от 250 до 40 (возможно, 30—25) тыс. лет назад. Они занимали промежуточное положение между архантропами и ископаемыми формами *Homo sapiens* как по строению тела, так и по развитию культуры. По месту первой находки (долина реки Неандерталь близ Дюссельдорфа, Германия) их называли *неандертальцами*.

Для неандертальцев характерны низкий скошенный лоб и затылок, сплошной надглазничный валик, большое лицо с широко расставленными глазами, обычно слабое развитие подбородочного выступа. Крупные зубы, короткая массивная шея, сравнительно небольшой рост (155—165 см). Пропорции тела были близки к таковым современного человека. Руки с широкими кистями и концевыми фалангами с ногтями, более широкими, толстыми и крепкими, чем у современного человека. Масса мозга около 1500 г, причем сильное развитие получили отделы, связанные с логическим мышлением.

На всех стоянках неандертальцев находят остатки мощных кострищ и кости крупных животных; обычно кости разбиты, видимо, для выедания мозга. Многие кости обгорелые, что свидетельствует о широком использовании огня для приготовления пищи. Среди костей животных, находящихся в таких «кухонных отбросах», нередко встречаются и кости самих неандертальцев, следовательно, и в этот период эволюции был обычен каннибализм. Видимо, ко всем людям чужих групп они относились, как к животным, охотились друг на друга. Обычными объектами охоты служили крупные млекопитающие. Орудия неандертальцев — остроконечники и скребла, топоры — были более совершенные, чем обработанные гальки архантропов (рис. 18.5).

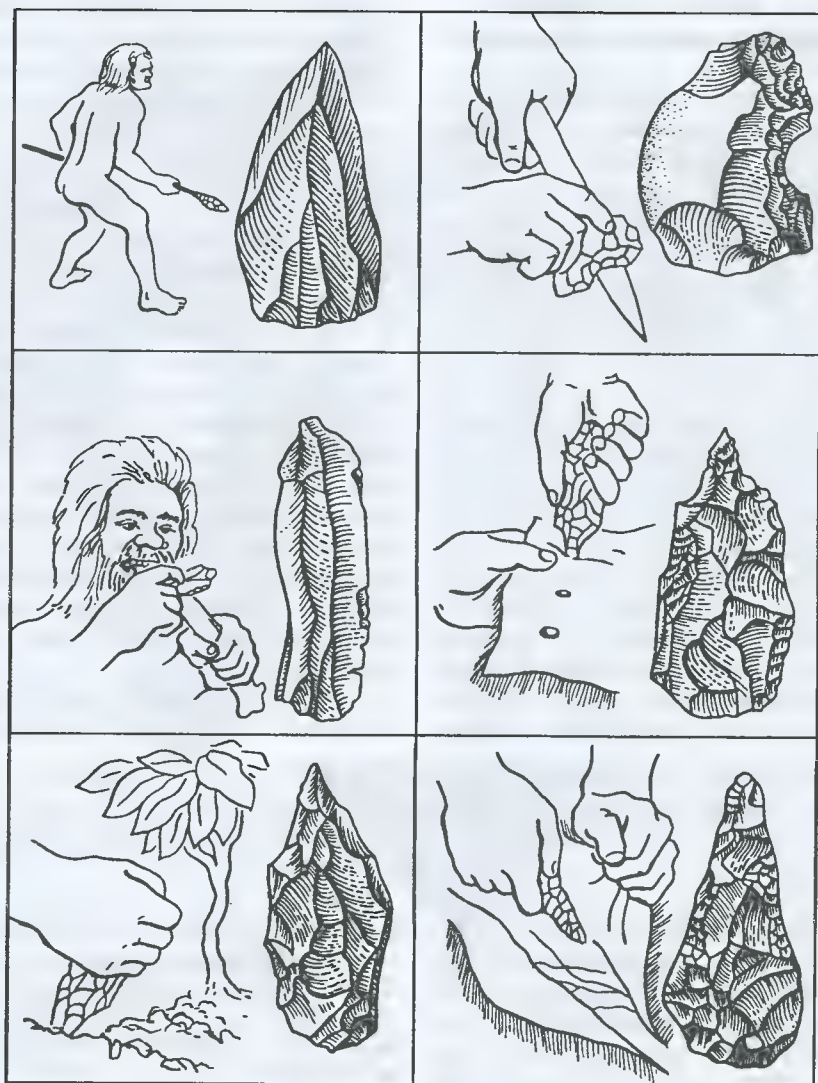
240

Увеличение числа находок позволило выяснить, что неандертальцы — неоднородная группа. Неоднородность проявляется не только при сравнении неандертальцев, живших, например, на о. Ява, в Африке, Средней Азии или Крыму, но и при сравнении многочисленных скелетов, обнаруженных в одном и том же месте. Еще более осложняется вопрос и тем, что часто более древние по возрасту находки неандертальцев оказываются морфологически более прогрессивными, чем значительно более поздние формы.

Все эти факты объяснимы, если предположить, что представители одной из прогрессивных ветвей архантропов (какой ветви — дело будущих исследований) быстро вытеснили своих предков по всей Ойкумене. Эта форма, в свою очередь, распалась на несколько, возможно, на две главные расы. Одна из них — так называемые *поздние неандертальцы* — характеризовалась описанными выше признаками; они имели мозг, в котором, как и у архантропов, форма лобных долей была клювовидной. Скелет имел крупные остистые отростки позвонков — свидетельство мощно развитой туловищной мускулатуры.

Другая линия — *ранние неандертальцы* (кроманьонцы) — характеризовалась меньшим надбровным валиком, более тонкими челюстями, высоким лбом, заметно развитым подбородком. Все эти *грациальные черты* в строении скелета свидетельствуют о менее мощном физическом развитии. Особенности же строения мозга — развитие передних лобных долей и сокращение клювовидных долей — говорит о том, что эти существа вступили на *путь, ведущий от орды к возникновению общества*. В стадах (группах) этих ранних неандертальцев были более развиты внутригрупповые связи на охоте, при защите от врагов и от неблагоприятных природных условий. Представители поздних неандертальцев очень небольшими (видимо, семейными) группами могли выживать и побеждать в борьбе за существование. В них как бы был поглощен чрезвычайно обычный эволюционный *принцип мощного физического развития*, ведущий группу по пути биологического прогресса.

Ранние же неандертальцы оказались на ином эволюционном пути — они выжили в



Р и с. 18.5. Некоторые орудия неандертальцев и способы их использования (по Г.Н. Матюшину, 1972)

борьбе за существование благодаря объединению сил отдельных индивидов, что привело 60—50 тыс. лет назад к возникновению вида, к которому принадлежим и мы с вами, — Человека разумного — *Homo sapiens*.

С развитием молекулярной биологии стало возможным сравнение представителей разных рас по особенностям строения мтДНК и Y-хромосомы и на этой основе восстановить возможные пути микрофилогенеза (вплоть до реконструкции «праЕвы» и «праАдама»). По этим данным схождение

всех филогенетических линий *Homo sapiens* произошло около 200 тыс. лет назад (рис. 18.6). Образование современных рас по этим данным могло происходить 30—40 тыс. лет назад. Анализ сохранившихся в ископаемом состоянии обрывков ДНК неандертальца показал, что палеоантроп отделился от ствола неантропа около 500 тыс. лет назад. Около 150 тыс. лет назад началось разделение единого ствола неандертальцев на два самостоятельных. Эти данные в основном совпадают с данными палеоантропологии (см. рис. 18.3).

18.3. Факторы эволюции и прародина Человека разумного

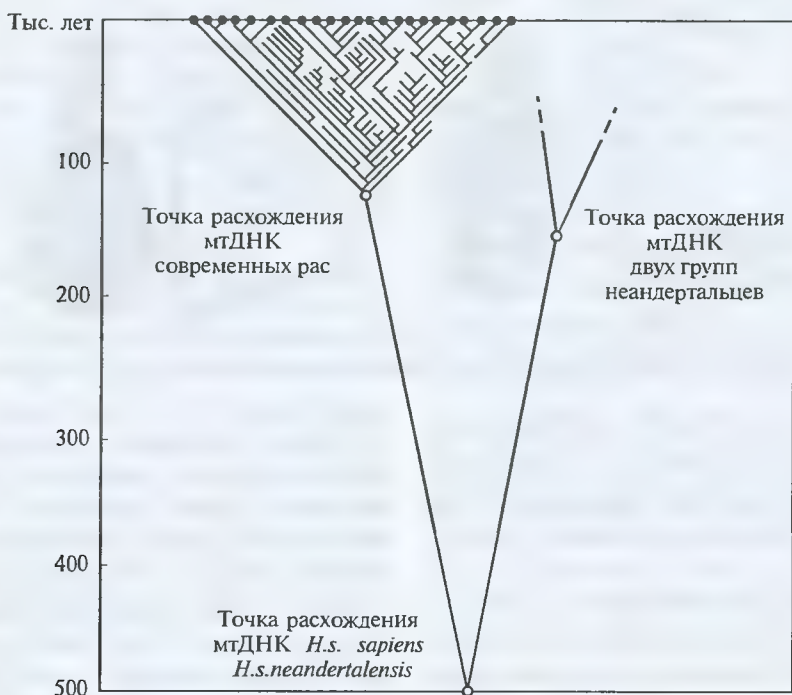
Существуют две основные точки зрения, касающиеся происхождения человека современного типа. Согласно одной, *H. sapiens* возник в нескольких местах планеты из разных предковых форм, принадлежащих к палеоантропам (или даже архантропам). Согласно другой, существовало единое место возникновения человечества из какого-то одного общего предкового ствола. Первая точка зрения — гипотеза *полицентризма*, вторая — гипотеза *моноцентризма*. Однако, все четче вырисовывается комплексная, объединяющая все главные аргументы той и другой концепции гипотеза, получившая название гипотезы *широкого моноцентризма* (Я.Я. Рогинский).

Гипотеза широкого моноцентризма. Человек современного типа возник где-то в Восточном Средиземноморье и в Передней Азии. Именно здесь находят наиболее выраженные промежуточные между неандертальцами и ранними ископаемыми формами

H. sapiens (кроманьонцами) костные останки. Многочисленные промежуточные между *палеоантропами* и *неоантропами* (так собирательно называются все формы ископаемых людей современного типа) формы находят также на юго-востоке Европы. В те времена все эти территории были покрыты густыми лесами, населенными разнообразными животными. Здесь, по-видимому, и был совершен последний шаг на пути к Человеку разумному.

На этой стадии был окончательно сформирован облик современного человека. Фигура человека стала более стройной, несколько увеличился рост, лицевая часть черепа стала занимать меньшее место на голове. Емкость черепа, а соответственно и величина головного мозга в целом не изменились, однако в строении мозга произошли значительные перемены: большое развитие получили лобные доли и зоны, связанные с развитием речи и сложной, конструктивной деятельностью.

После этого началось широкое и активное расселение возникших неоантропов по



Р и с. 18.6. Схема точек расхождения во времени основных групп Человека разумного (*Homo sapiens*) по данным молекулярной биологии (по В.Н. Стегний, 2002)



Р и с. 18.7. Ойкумена (населенная Человеком разумным часть Земли) 50 тыс. лет назад. Точками обозначены находки поселений, датированных 250 000—40 000 лет (по Г. Грюнерту, 1989, из Н.Н. Воронцова, 2001, с изменениями)

планете (рис. 18.7). Люди современного типа широко смешивались с жившими сравнительно оседло неандертальцами, что приводило к резкой смене примитивной, неандертальского типа культуры значительно более развитой культурой неантропов (кроманьонцев).

Вероятно, это было не простое вытеснение (или тем более уничтожение), а различные формы слияния, при которых с генетической точки зрения происходило скрещивание пришлых и местных людей, а с точки зрения развития культуры — начинала безраздельно преобладать новая, прогрессивная культура кроманьонцев.

По данным молекулярной биологии и археологии современные люди попадали (исходно — из африканского центра происхождения):

— в Переднюю Азию — 73—56 000 лет назад;

— в Восточную и Центральную Европу — 51—39 000 лет назад;

— в Северную Америку (через Берингию) — (40—35) — 7000 лет назад).

Картина заселения современной Ойкумены оказывается очень сложной — периодически наступавший ледник резко сокращал обитаемую территорию в Евразии и Северной Америке. По восстановленным частям митохондриальной ДНК прослеживаются, например, два потока заселения Европы перед последним наступлением ледника: 30—35 тыс. лет назад из Северной Азии, и 25 тыс. лет назад из Передней Азии. Во время наступления ледника 24—16 тыс. лет назад люди в Европе выжили, по-видимому, только в трех рефугиумах: на Пиренейском полуострове, Балканах и на территории современной Украины (О. Семино, Г. Пассарино, 2000). По мтДНК получается, что около 39 тыс. лет назад протоевра-

зийцы попали со Среднего Востока в Северную Евразию (предки манси), а через 13 тыс. лет после этого следующая волна расселения человека оставила свои следы в крови современных кетов, нганасан и алтайцев (О.А. Дербенева, 2002).

Анализ строения митохондриальной ДНК показал, что несколько десятков тысяч лет назад, в плейстоцене, численность исходной популяции *Homo sapiens* не должна была превосходить 5000 размножающихся пар. Затем, по-видимому, эта популяция разделилась на несколько и каждая из возникших популяций проходила через «бутылочное горлышко» — периоды исключительно низкой численности, когда число размножающихся пар могло быть всего несколько десятков. Среди нерешенных вопросов о том, когда в ходе эволюции рода *Homo* возник типичный для современного человека набор из 46 хромосом (у всех человекообразных обезьян — 48 хромосом). Механизм перехода от кариотипа, включающего $2n = 48$ хромосом, к кариотипу в $2n = 46$ хромосом понятен (Н.Н. Воронцов, 2001). В результате мутации слияния могла возникнуть особь с 47 хромосомами (подобные мутации известны). При скрещивании с 48-хромосомной особью в потомстве появится 50% с $2n = 48$ и 50% с $2n = 47$. В потомстве особей с $2n = 47$ появятся 35% детей с $2n = 46$, 25% — $2n = 48$ и 50% — $2n = 47$. Даже если этот процесс происходил неоднократно, общая численность одновременно существующих особей с 47 хромосомами должна была быть весьма небольшой — скорее десятки и сотни, чем тысячи особей. Дальнейшие исследования в этом направлении, возможно, помогут бы (с недоступной пока точностью) определить то место в пространстве и времени, когда возник либо весь род *Homo*, либо только тот вид *H. sapiens*, к которому принадлежим мы с вами.

Особенности ранней стадии эволюции Человека разумного. Если бы кроманьонец появился в наше время в уличной толпе, то вряд ли кто-нибудь обратил бы внимание на его физические особенности.

К моменту возникновения *H. sapiens* род *Homo* обладал почти всеми признаками, характерными для Человека разумного: двуногая походка возникла миллионы лет назад на стадии рамапитеков или даже несколько раньше; начало трудовой деятельности, свя-

занное с использованием передних конечностей, относится к периоду 5—2 млн. лет назад. Примерно тогда же произошло открытие использования огня. Непрерывно за последние несколько миллионов лет (и особенно активно за последние несколько сотен тысяч лет) идет наращивание массы головного мозга. Трудовая деятельность вместе со стадным образом жизни приводит к возникновению речи у ранних представителей рода *Homo*.

Отдельные орды палеоантропов, сильные своей хитростью (развитый мозг), способностью противостоять самым крупным хищникам (орудия), неблагоприятным природным условиям (жилища, огонь), стали занимать высшие звенья пищевых цепей во всех районах своего обитания. Но пока это все еще отдельные орды, стада, племена, относящиеся друг к другу всегда враждебно (вплоть до канибализма). Этого требовал естественный отбор — победа любой ценой, в том числе и ценой жизни своих соплеменников или тем более членов соседних орд. Однако трудовая деятельность требовала передачи накопленного опыта, традиций, объединения усилий отдельных индивидов в процессе труда, охоты и защиты. Происходила грандиозная переоценка ценностей. Раньше неандерталец, видимо, мог спокойно съесть больного, старого или раненого члена своей же семьи. Затем преимущества перед другими получили те орды и племена, которые заботились о стариках и поддерживали физически не таких сильных, но полезных своими умственными способностями особей (мастеров по выделке орудий, хороших следопытов и наблюдателей и т. п.).

Несомненно, на ранних этапах развития общества должен был существовать отбор, направленный к возникновению способности ставить превыше всего интересы племени, жертвовать собственной жизнью ради этих интересов. Это и было предпосылкой возникновения социальности, о чем говорил еще Ч. Дарвин: «...те общества, которые имели наибольшее число сочувствующих друг другу членов, должны были процветать больше и оставить после себя более многочисленное потомство». Именно отбор по «генам альтруизма» (Дж. Б.С. Холдейн) вывел «человека в люди!» В основе возникновения Человека разумного как вида лежат альтруистические наклонности,

определявшие преимущество их обладателей в условиях коллективной жизни.

С трудом просуществовав около 100 тыс. лет «в тени» биологически прогрессивных неандертальцев, кроманьонцы приобрели какие-то особенности, позволившие им взять верх над своими могучими собратьями — неандертальцами. Примерно 75 тыс. лет назад численность кроманьонцев возросла в десятки раз (достигнув нескольких миллионов), и они на протяжении следующих 15—20 тыс. лет вытеснили неандертальцев и захватили всю планету (см. выше). Не исключено, что различия касались каких-то особенностей головного мозга. Сравнение 18 тыс. генов человека, шимпанзе и макаки (С. Паабо, 2002) не обнаружило никаких различий в строении ДНК из клеток печени и крови, но очень значительные — в ДНК из головного мозга.

Основные этапы развития Человека разумного. Не рассматривая подробно многих замечательных технических и культурных достижений, характерных для наших предков на первых этапах существования вида *H. sapiens*, остановимся на трех моментах.

Первый — небывалое духовное, психическое развитие Человека разумного. Только Человек разумный достиг такого понимания природы, такого уровня *самопознания* (человек, по философскому определению, — это «материя, познающая самое себя»), который сделал возможным создание искусства (возраст первых наскальных изображений 40—50 тыс. лет).

Не исключено, что это духовное развитие связано с невероятным обогащением половой жизни человека (развитием повышенной сексуальности) по сравнению с тем, что известно для всех других млекопитающих (З. Фрейд, 1929; Д. Моррис, 1969). Об этом говорит и не встречающееся у других видов значительное развитие эрогенных зон у человека (участков тела, прикосновение к которым вызывает половое возбуждение, см. табл. 18.1), и возникновение женского оргазма — явления неизвестного у обезьян, и полиэстричность человека, и мощное развитие вторичных половых признаков (борода, усы, рост и физическое развитие). Не исключено, что уже со стадии архантропов, и, несомненно, — с времени

кроманьонцев, половое влечение, любовь в ее физическом и психологическом смысле во многом определяет и развитие человеческого общества.

Вторым величайшим достижением эволюции Человека разумного были открытия, приведшие к *неолитической революции* — приручению животных и окультуриванию растений (около 11 тыс. лет назад). Эти события были, пожалуй, наиболее крупными на пути *овладения H. sapiens* окружающей средой. До этого человек был полностью зависим от среды при добыче пищи и одежды. Теперь зависимость приобрела иной характер — она стала осуществляться через контроль над некоторыми сторонами среды обитания. Масштабы неолитической революции ныне часто недооцениваются. Можно напомнить, что практически все домашние животные и культурные растения созданы нашими далекими предками много тысяч лет назад.

Масштабы этой неолитической революции еще ждут своих исследователей. В культуру были введены и одомашнены множество видов, потом «утерянных» в этом качестве. Среди домашних животных в Европе уже в историческое время были хорьки и ласки, а в Средней Азии — гепарды, в Китае — бакланы и т.д.

Важным следствием неолитической революции стало появление у человека времени, свободного от добывания пищи. Появление такого свободного времени должно было быть мощным стимулом для развития культуры, искусства, ремесел, религии.

Третьим крупнейшим этапом в истории современного Человека была *научно-техническая революция, в результате которой человек приобрел власть над природой* (в последние 2 тыс. лет и особенно в последние 3—4 столетия). Техническая мощь Человечества ныне такова, что оно может по своему желанию менять условия существования в крупных районах нашей планеты, обеспечивать условия для жизни в районах, прежде совершенно недоступных (Арктика и Антарктика), в воздухе, на воде, наконец, в ближнем Космосе. Одновременно с ростом могущества Человечества *происходит все более полное раскрытие способностей и склонностей каждого отдельно взятого человека*. Та генетиче-

ски обусловленная неповторимость, которая присуща любому живому существу (см. гл. 8), в сочетании с социальными характеристиками человеческого общества привела к неисчерпаемому разнообразию творческих индивидуальностей.

Выделенные важнейшие вехи в развитии *Homo sapiens* не связаны, как показывают антропологические и археологические данные, с изменениями физического облика человека за последние десятки тысяч лет. Различия между кроманьонцами и современными людьми намного меньше, чем различия между отдельными современными этническими группами и расами. Отсутствие уловимых тенденций в изменении строения тела человека за несколько последних десятков тысяч лет косвенно показывает, что *эволюция Человека вышла из-под ведущего контроля биологических факторов и направляется действием иных — социальных сил.*

Роль труда в процессе возникновения Человека разумного. Основные особенности человека: развитие центральной нервной системы; руки как органа, способного производить сотни разнообразных движений, недоступных обезьянам; речь как средство общения людей и создание общества как такового — все это результат процесса труда, производства. Напомним, что возникновение рода Человека, первым изученным представителем которого мы считали Человека умелого (*H. habilis*), выделяется именно по признаку трудовой деятельности. Не просто использование палки, камня, кости как орудия (такое использование предметов характерно и для современных обезьян и, конечно, было широко распространено среди австралопитеков), но именно *производство различных орудий — вот грань, отделяющая человека от человекоподобных предков.* Все дальнейшее развитие Человека связано с совершенствованием процесса производства, в конце концов приведшего Человека к власти над природой.

Культурная эволюция. По скелетным останкам можно воссоздать внешний облик и сравнить между собой людей, живших 30—20 тыс. лет назад, 10—5 тыс. лет назад, 500 лет назад, и современных людей. Существенных различий в строении тела между этими группами людей нет. В то же

время было бы наивным считать, что различий нет вообще. Различия есть, и они относятся к таковым в культуре. Современный человек знает о свойствах окружающего его мира неизмеримо больше, чем его прародители, он ставит и обсуждает проблемы, представление о которых отсутствовало у предыдущих поколений. Сумма знаний и традиций, используемых каждым поколением, складывается из результатов изобретений, открытий, переживаний людей предыдущих поколений. Все знания передаются следующим поколениям не автоматически, а с помощью обучения. Так, путем «наследования приобретенного» осуществляется *социальное развитие, закономерности которого оказываются совершенно иными, нежели закономерности биологической эволюции.*

Вот только основные этапы культурной эволюции *Homo*:

- украшения — 20 тыс. лет назад;
- копье — 40 тыс. лет назад;
- скульптурные изображения женщин, наскальные и на костях рисунки мамонтов, львов, туров, носорогов — 35—32 тыс. лет назад;
- музыкальный инструмент (флейта) — 25 тыс. лет назад;
- лук и стрелы — 18 тыс. лет назад;
- расцвет наскальной живописи — 17—15 тыс. лет назад;
- глиняный кирпич — 12 тыс. лет назад;
- глиняный сосуд — 8 тыс. лет назад;
- колесо-диск — 6,5 тыс. лет назад;
- гончарный круг — 6 тыс. лет назад;
- пиктография — 5,5 тыс. лет назад;
- папирус — 4,7 тыс. лет назад;
- колесо со спицами — 3,5 тыс. лет назад;
- алфавит с гласными — 3,2 тыс. лет назад.

Несомненно, культурная эволюция возникла на основе биологической. Какое-то значительное время оба типа эволюции существовали, оказывая влияние на развитие рода *Homo*. При этом влияние биологической эволюции уменьшалось, а культурной — увеличивалось. Подробный анализ этого процесса выходит за рамки курса эволюционной теории.

18.4. Дифференциация Человека разумного на расы

Все современное человечество принадлежит к единому полиморфному виду — *Homo sapiens*. Единство человечества основано на общности происхождения, социально-психического развития, на неограниченной способности к скрещиванию людей различных рас, а также на практически одинаковом уровне общего физического и умственного развития представителей всех рас.

Вид *H. sapiens* распадается на три «большие» расы: австрало-негроидную, европеоидную и монголоидную (рис. 18.8). *Австрало-негроидная* (негроидная) раса характеризуется темным цветом кожи, волнистыми или курчавыми волосами, широким и мало выступающим носом, поперечным расположением ноздрей, толстыми губами и рядом черепных признаков. *Европеоидная* (евразийская) — светлой или смуглой кожей, прямыми или волнистыми мягкими волосами, хорошим развитием волосяного покрова на лице мужчин (борода и усы), узким выступающим носом, тонкими губами и также рядом черепных признаков. *Монголоидная* (азиатско-американская) — смуглой или светлой кожей, прямыми, часто жесткими волосами, средней шириной носа и губ, уплощенностью лица, сильным выступанием скул, сравнительно крупными размерами лица, заметным развитием эпикантуса («третьего века»).

Эти три главные расы различаются и распространением. До эпохи европейской колонизации австрало-негроидная раса была распространена в Старом Свете к югу от тропика Рака; европеоидная — в Европе, Северной Африке, Передней Азии и Северной Индии; монголоидная — в Юго-Восточной, Северной, Центральной и Восточной Азии, Северной и Южной Америке.

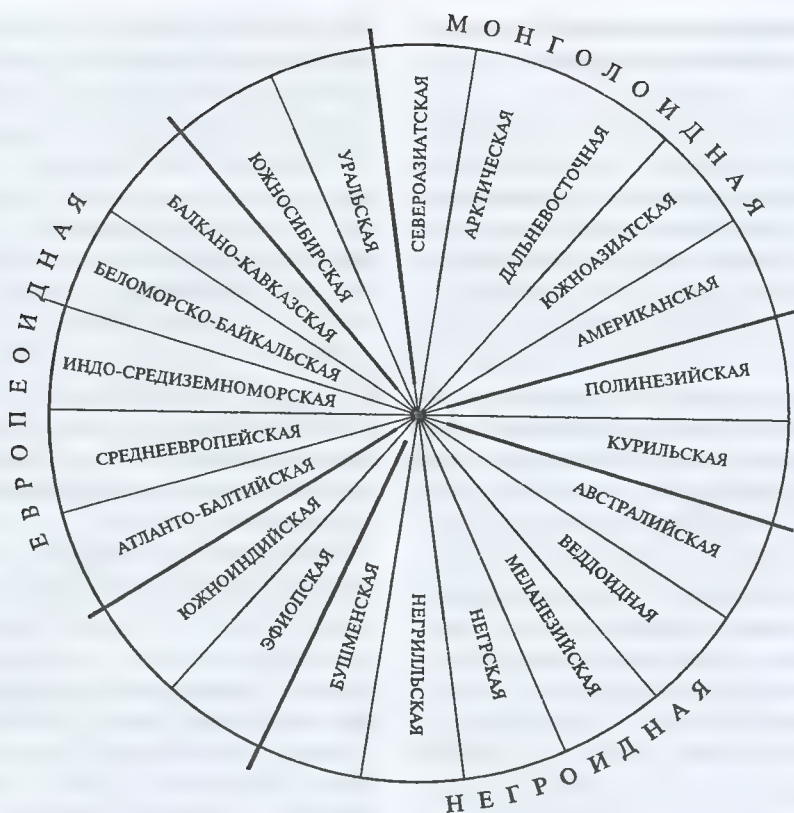
Между этими большими расами, каждая из которых состоит из нескольких меньших, существуют переходные расы (см. рис. 18.6).

Доказательства единства рас. Несомненно, все основные «человеческие» признаки были приобретены нашими предками до расхождения вида на отдельные расы.

Различия между расами касаются лишь второстепенных признаков, обычно связанных с частными приспособлениями к конкретным условиям существования (некоторые примеры таких признаков подробнее рассматриваются далее). По массе же мозга различия между отдельными территориальными группами оказываются большими, чем между разными большими расами (так, например, средняя масса мозга русских и украинцев 1391 г, а бурятов — 1508 г).

Дополнительными доказательствами единства человечества служат, например, локализация у представителей всех рас кожных узоров типа дуг на втором пальце (у человекообразных обезьян — на пятом), одинаковый характер расположения волос на голове и др.

Рассмотрим некоторые адаптивные расовые признаки. Темный цвет кожи оказывается приспособлением к солнечному облучению; темная кожа менее повреждается лучами солнца, так как слой меланина препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей в глубь кожи и предохраняет ее от ожогов. Подобная защитная окраска сопровождается общей более совершенной способностью к терморегуляции (особенно после перегрева) темнокожих рас. Курчавые волосы на голове негра создают как бы плотную войлочную шапку, надежно защищающую голову от палящих лучей солнца (в волосах негров больше воздухоносных полостей, чем в волосах монголоидов, что еще более увеличивает термонизоляционные свойства волос). Характерную для тропических рас вытянутую, высокую форму черепа также, видимо, следует рассматривать как своеобразное приспособление, препятствующее перегреванию головы. Очень крупные размеры носовой полости (характерные для некоторых европеоидных рас), возможно, в прошлом и в своем возникновении были связаны с необходимостью создания своеобразной «нагревающей камеры» для холодного воздуха (крупные носы характерны для коренных жителей Кавказа и центральноазиатских нагорий). Отложение жировой клетчатки на лице у детей монголоидов могло в прошлом иметь приспособительное значение как адаптация против обмерзания в условиях холодных континентальных зим. Узость глазной щели, складка

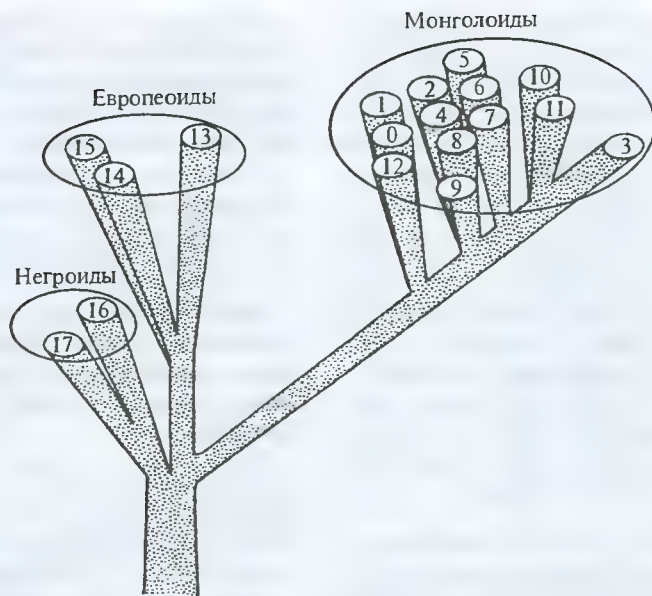


Р и с. 18.8. Схема взаимоотношения современных рас человека (по Я.Я. Рогинскому и М.Г. Левину, 1978)

века — эпикантус, характерные для монголоидов, также могут иметь приспособительный характер как особенности, помогающие предохранять глаз от ветра, пыли, отраженного от снегов солнечного света.

Вероятно, многие из адаптивных признаков могли возникать в разных популяциях человека параллельно и поэтому не могут быть доказательствами тесного родства таких популяций. Независимо приобрели некоторые внешне сходные черты меланезийцы и негроиды, бушмены и монголоиды, независимо возникал в разных частях Ойкумены признак невысокого роста (карликовость), характерный для многих племен, попавших под полог тропического леса (например, пигмеи Африки и карликовые племена Новой Гвинеи).

История формирования рас. Судя по ископаемым находкам и особенностям биохимического состава крови и другим признакам, негроидная и европеоидная расы несколько ближе друг к другу и, вероятно, имеют один общий корень. Облик таких «негро-европеоидов» близок к таковому современных австралийских аборигенов — людей со светлой и смуглой кожей, частично европеоидными, частично негроидными чертами лица. Разделение человечества на монголоидную и европеоидно-негроидную расы произошло раньше. Напомним, что концепция широкого моноцентризма допускает возможность объединения и смещения распространявшихся из Восточного Средиземноморья и Передней Азии прогрессивных форм неантропов с досапиенскими



Р и с. 18.9. Родственные взаимоотношения (по данным молекулярной филогении) некоторых популяций человека:

1 — ненцы; 2 — ханты; 3 — теленгеты; 4 — эвенки; 5 — якуты; 6 — эскимосы; 7 — нивхи; 8 — корейцы; 9 — вьетнамцы; 10 — тувинцы; 11 — буряты; 12 — киргизы; 13 — русские; 14 — грузины; 15 — норвежцы; 16 — малагасийцы; 17 — эфиопы (из В.А. Шерсметьева и др., 1983)

формами (до того момента сравнительно изолированно и на протяжении большого числа поколений жившими по всей Ойкумене).

В дальнейшей истории заселения Земли Человечеством важным этапом было проникновение предков современных австралийских аборигенов в Австралию и представителей монголоидной расы сначала в Северную, а затем и в Южную Америку. Все эти события происходили 40—30 тыс. лет назад и отражают последние этапы становления человека современного типа (рис. 18.9). Интересно, что развивавшиеся затем в условиях сравнительно большой изоляции американские племена утратили часть характерных монголоидных черт (свидетельство вторичности расовых признаков и их сравнительно большой изменчивости).

18.5. Возможные пути эволюции человека в будущем

Выше подробно рассмотрены элементарные эволюционные факторы, действующие

в природе и являющиеся причиной изменения видов (см. ч. 3). С возникновением человека как социального существа биологические факторы эволюции постепенно ослабляют свое действие и ведущее значение в развитии человеческого общества приобретают социальные факторы. Однако человек по-прежнему остается существом живым, подверженным законам, действующим в живой природе. Все развитие человеческого организма идет по биологическим законам. Длительность существования отдельного человека ограничена опять-таки биологическими законами: нам надо есть, спать и отправлять другие естественные потребности, присущие нам как представителям класса млекопитающих. Наконец, процесс размножения у людей протекает аналогично этому процессу в живой природе, полностью подчиняясь всем генетическим закономерностям. Итак, ясно, что человек как индивид остается во власти биологических законов. Совершенно иное дело оказывается в отношении действия эволюционных факторов в человеческом обществе.

Естественный отбор как основная и направляющая сила эволюции живой природы с возникновением общества (с переходом материи на социальный уровень развития) *резко ослабляет свое действие* и перестает быть ведущим эволюционным фактором. Отбор остается в виде силы, сохраняющей достигнутую к моменту возникновения Человека разумного биологическую организацию, выполняя известную стабилизирующую роль. Ранняя абортивность зигот (составляет около 25% от всех зачатий) является результатом естественного отбора. Другим ярким примером действия стабилизирующего отбора в популяциях людей служит заметно большая выживаемость детей, масса которых близка к средней величине.

Мутационный процесс — единственный эволюционный фактор, который *сохраняет прежнее значение* в человеческом обществе. Напомним, что в среднем большинство мутаций возникает с частотой 1:100 000—1:1 000 000 гамет. Примерно один человек из 40 000 несет вновь возникшую мутацию альбинизма; с такой же (или очень близкой) частотой возникает мутация гемофилии и т. д. Вновь возникающие мутации постоянно меняют генотипический состав населения отдельных районов, обогащая его новыми признаками. Давление мутационного процесса, как известно, не имеет определенного направления. В условиях человеческого общества вновь возникающие мутации и генетическая комбинаторика ведут к постоянному поддержанию уникальности каждого индивида.

Число неповторимых комбинаций в геноме человека превосходит общую численность людей, которые когда-либо жили и будут жить на планете. Социальные же процессы ведут к увеличению возможности более полного раскрытия этой индивидуальности. В последние десятилетия темп спонтанного мутационного процесса в ряде районов нашей планеты может несколько повышаться за счет локального загрязнения биосферы сильнодействующими химическими веществами или радиацией.

Создавая и поддерживая разнообразие особей, мутации в то же время являются крайне опасными в условиях ослабления действия естественного отбора, увеличивая генетический груз в популяциях. Рождение

неполноценных детей, общее снижение жизнеспособности особей, несущих вредные (вплоть до полужетальных) гены, — все это реальные опасности на современном этапе развития общества.

Изоляция как эволюционный фактор еще недавно играла заметную роль. С развитием средств массового перемещения людей на планете остается все меньше генетически изолированных групп населения. Нарушение изоляционных барьеров имеет большое значение для обогащения генофонда всего человечества. В дальнейшем эти процессы неизбежно будут приобретать все большее значение.

Иногда при нарушении изолирующих барьеров наблюдаются вспышки формообразования (например, в Океании в результате встречи европеоидов и монголоидов, на Гавайях, в Южной и Центральной Америке, формирование современного смешанного населения Сибири и т. д.).

Последний из элементарных эволюционных факторов — *волны численности* — еще в сравнительно недавнем прошлом играл заметную роль в развитии человечества. Напомним, что во время эпидемий холеры и чумы всего лишь несколько сотен лет назад население Европы сокращалось в десятки (!) раз. Такое сокращение могло быть основой для ряда случайных, направленных изменений генофонда населения отдельных районов. Ныне численность человечества не подвержена таким резким колебаниям. Поэтому влияние волн численности как эволюционного фактора может сказываться лишь в очень ограниченных локальных условиях.

Итак, краткое рассмотрение возможно-го действия элементарных биологических эволюционных факторов в современном обществе показывает, что неизменным, видимо, осталось лишь давление мутационного процесса. Давление естественного отбора, волн численности и изоляции резко сокращается. В связи с этим не приходится ожидать какого-либо существенного изменения биологического облика человека, сложившегося уже у неантропов (рис. 18.10). *Текущие в человечестве процессы ведут к усилению коллективного разума* (способов накопления, хранения, передачи информации, овладению все более широким спек-

тром условий среды и т. д.), а не к преимущественному размножению отдельных гениальных личностей. Будущее человечества определяется не способностями отдельных гениев, а коллективным разумом всех членов общества.

Человек как вид возник в условиях чистой атмосферы, минерализованной лишь естественными соединениями пресной воды и т. д. Глобальные изменения некоторых, на первый взгляд несущественных, компонентов среды в современной биосфере могут оказаться основой возникновения совершенно нежелательных биологических последствий, ликвидация которых представит значительные трудности для общества.

Один из примеров — чрезвычайно широкое распространение в последние десятилетия во всем мире аллергических и астматических заболеваний.

Болезненная реакция организма (обычно кожных покровов и слизистых оболочек), на воздействие внешней среды становится поистине болезнью века. Все это — реакция организма человека на не апробированные в ходе эволюции условия (повышенное содержание в атмосфере прежде отсутствовавших химических веществ и их соединений, необычные примеси в питьевой воде, использование в быту множества синтетических препаратов и т. д.). Решение таких проблем лежит, конечно, в сфере медицины, охраны окружающей среды, но оно будет неполным без учета положений эволюционного учения.

Эволюция человека как биологического вида теснее, чем это кажется на первый взгляд, связана с эволюцией множества видов животных, растений и микроорганизмов. В данном случае имеется в виду не простая зависимость человека от пищевых продуктов естественного происхождения, а непосредственная связь с другими организмами, обитающими внутри нашего тела, на поверхности кожи, во вдыхаемом воздухе и др. Обычно эти микроорганизмы безвредны, так как на протяжении сопряженной эволюции все они коадаптированы друг с другом и с человеком. Многие из микроорганизмов, населяющих наше тело, — ныне необходимые компоненты того своеобразного биоценоза, которым является тело человека (кишечная флора и



Р и с. 18.10. Гипотетический облик «человека будущего», сконструированный исходя из предположения о незавершенной морфологической эволюции человека (по А.П. Быстрову, 1957)

фауна, молочно-кислые бактерии, некоторые дрожжи и многие другие виды микроорганизмов).

Существуют и патогенные (болезнетворные) микроорганизмы, вызывающие как сравнительно легкие (например, грипп), так и тяжелые инфекционные заболевания (чума, холера, тиф, малярия и др.), которые тоже являются нашими неперенными эволюционными попутчиками. Становится ясным, что *мир будущего — это мир управляемых, а не истребленных инфекций*: человек смог полностью истребить оспу, но «освободившееся» место занимает более грозный вирус обезьяньей оспы, поскольку у нас нет эволюционно выработанного иммунитета к нему.

18.6. Критика социал-дарвинизма и расизма

Практически сразу же после распространения дарвинизма во второй половине XIX в. стали делаться попытки перенести закономерности, вскрытые Ч. Дарвином в живой природе, на жизнь человеческого общества. Некоторые стали допускать, что и в человеческом обществе борьба за существ-

вание является движущей силой развития. Первым таким ученым был Г. Спенсер, английский философ середины XIX в. С точки зрения Спенсера, конкуренция в капиталистическом обществе является прямым аналогом конкуренции в мире живого, и существование бедных, эксплуатируемых групп населения неизбежно, именно оно и определяет общий прогресс общества.

Эти взгляды, носящие название *социал-дарвинизма или социального дарвинизма*, развиваются вплоть до настоящего времени некоторыми английскими, американскими, немецкими и французскими социологами. Исследуя жизнь первобытных обществ, они стараются найти подтверждение *биологизаторскому истолкованию социальных закономерностей*. При этом социальные конфликты рассматриваются как «естественные», «вечные», возводится в абсолют антагонизм социальных отношений, крайние варианты социал-дарвинизма служат для обоснования господства элиты.

Социал-дарвинизм в основе своей антинаучен: нельзя переносить закономерности, действующие на одном уровне организации материи, на другие уровни: это все равно, что объяснять возникновение какого-либо приспособления (например, совершенного органа зрения или узора на крыле бабочки) химическими взаимоотношениями молекул, составляющих отдельные клетки глаза или крыла.

В современном варианте социал-дарвинизм предсказывает, например, вырождение народов развитых стран в силу того, что там сокращена рождаемость по сравнению с малоразвитыми странами. А это, в свою оче-

редь, может служить «оправданием» политики неокolonизма и расового насилия.

Производным социал-дарвинизма является *расизм — антинаучная концепция, утверждающая физическую и психическую неполноценность различных рас, разделение рас на «высшие» и «низшие» и опять-таки оправдывающая социальную несправедливость некими внутренними биологическими законами*. Основы расизма кроются еще в рабовладельческом обществе. В средние века расизм оправдывал бесчеловечную эксплуатацию африканцев, индейцев Америки, ряда народов Южной Азии. В XX в. расизм пышно расцвел в фашистской Германии, где светловолосые и голубоглазые арийцы считались представителями высшей, нордической, расы и уже поэтому имели «право» на подавление и уничтожение представителей всех других рас.

Попытки доказать с помощью тестов умственные способности, психическую неравноценность различных рас оказались безуспешными: *различия, вызванные принадлежностью исследуемых к различным социальным группам, а также связанные с условиями воспитания, образования, труда и быта, намного превосходили расовые различия*.

Существование же физических различий между представителями разных рас ни в коей мере не может служить основанием для вознесения одних рас и принижения других. *В расовом многообразии человечества заключается замечательное эволюционное наследие, которое обеспечивает многообразие приспособительных возможностей Человека разумного*.

Возникновение трудовой деятельности, производства орудий труда явилось качественным скачком, поворотным моментом от истории биологической (филогенеза) к истории социальной.

Своеобразие эволюции рода Ното состоит в том, что биологические эволюционные факторы постепенно теряют свое ведущее значение, уступая социальным факторам. Возникший в процессе эволюции как часть животного мира Человек разумный в результате общественно-исторического развития настолько выделился из природы, что приобрел власть над ней. Насколько разумно и дальновидно сумеет он использовать эту власть — вопрос будущего.

Проблемы эволюции экосистем

Как уже было рассмотрено (см. ч. 3), первично процесс эволюции происходит на микроэволюционном уровне — там, где существуют элементарные эволюционные единицы (популяции) и действуют все эволюционные факторы на элементарный эволюционный материал (см. гл. 8, 9). Однако ясно, что популяции (и виды в целом) развиваются всегда в окружении других видов, в тесном взаимодействии с ними, т. е. в экосистемах. Поэтому экосистемный уровень оказывается одним из основных уровней организации жизни на Земле (см. гл. 4).

Для более глубокого понимания общей картины всего процесса эволюции оказывается важным выяснить: *какие же особенности эволюции проявляются на уровне экосистем?* Заметим, что есть исследователи, считающие, что говорить об эволюции экосистем вообще невозможно, поскольку экосистемы не размножаются и не скрещиваются. Однако это может лишь означать, что законы эволюции экосистем отличаются от законов эволюции видов и популяций.

Проблемы эволюции экосистем мало разработаны, поэтому настоящее изложение материала по эволюции экосистем надо рассматривать как первую попытку обобщения имеющихся данных и суждений, часто противоречивых.

19.1. Структура и устойчивость экосистем

Основным интегрирующим фактором в жизни биогеоценоза (экосистемы) выступают пищевые (пространственно-энергетические) взаимоотношения, возникающие между его живыми компонентами. Отсюда следует, что определенная *сложная структура биогеоценоза оказывается необходимой предпосылкой для поддержания его устойчивости.*

Биогеоценозы могут включать в разных биомах представителей от многих сотен до

многих тысяч видов живых организмов. Одно время принималось, что наиболее хрупкими и неустойчивыми оказываются экосистемы с наименьшим числом составляющих их живых компонентов, например экосистемы арктической тундры, экосистемы пустыни, высокогорий. Экосистемы тропических лесов, в которых потоки вещества и энергии многократно дублируются (в них очень много видов при сравнительно небольшой численности представителей каждого из них), в целом оказываются более стабильными, выдерживающими потерю большего процента составляющих их компонентов без ущерба для функционирования всей системы. По мере накопления фактов оказалось, что если первая половина приведенного выше рассуждения справедлива (относительно малой устойчивости малокомпонентных экосистем), то вторая оказывается неточной. Многокомпонентные системы по степени устойчивости не всегда отличаются от малокомпонентных, они также могут быть малоустойчивыми (по сравнению с экосистемами, занимающими среднее положение по числу видов). По-видимому, решающими в устойчивости экосистемы являются не число видов, их составляющих, а экологические особенности видов. Например, при современной антропогенной нагрузке преимущественное развитие в экосистеме получают *виды короткоциклические (виды-эфемеры)*, успевающие в результате быстрой смены поколений и большой численности особей приспособиться к необычным стрессам.

Природные экосистемы обладают как устойчивостью, так и целостностью. Устойчивость экосистемы в отличие от эволюционной устойчивости вида основана не на способности к воспроизведению как целого. Экосистемы поддерживаются благодаря сбалансированному воспроизведению каждого из множества ее компонентов — видовых популяций. Целостность экосистемы обеспечивается в процессе взаимодействия

видов между собой на фоне определенного комплекса физических факторов. Целостность биогеоценоза не сводится к целостности отдельных его компонентов. Компоненты всякой экосистемы более самостоятельны, подвижны, могут дублировать друг друга в пределах одного *трофического уровня*. В результате биогеоценозы больше зависят от среды, их развитие связано с постоянным замещением одних компонентов другими. Как бы ни было велико разнообразие видов, входящих в экосистему, она представляет собой *слаженный функциональный комплекс*, отличающийся своей целостностью и устойчивостью.

19.2. Изменения экосистем. Сопряженная эволюция разных видов (коэволюция)

Все экосистемы являются реальной средой для межвидовых взаимоотношений и связанных с ней бесчисленных проявлений естественного отбора. Взаимосвязанные между собой в экосистеме виды всегда оказывают воздействие и на абиотические компоненты среды (атмосферу, гидросферу, педосферу и др.). Это, в свою очередь, влечет обратное воздействие измененных абиотических факторов на живые компоненты биогеоценозов. Такое *постоянное взаимодействие всех компонентов биогеоценоза* оказывается *причиной изменений биогеоценозов и других экосистем*. Суммарным следствием таких изменений биогеоценозов в процессе эволюции являются грандиозные преобразования всей биосферы Земли. Первичными при этом могут быть любые незначительные изменения компонентов экосистемы. Например, возникновение такой незначительной в масштабах существовавшей тогда биосферы особенности, как конечность, пригодная для опоры на твердый субстрат (или цветка, привлекающего опылителей), привело впоследствии к изменению облика всей живой природы. Несомненно, было бы интересно изучить подробнее темпы и направления изменения экосистемы в процессе эволюции планеты.

Экологические сукцессии. Что же уже сегодня известно об изменениях экосистем?

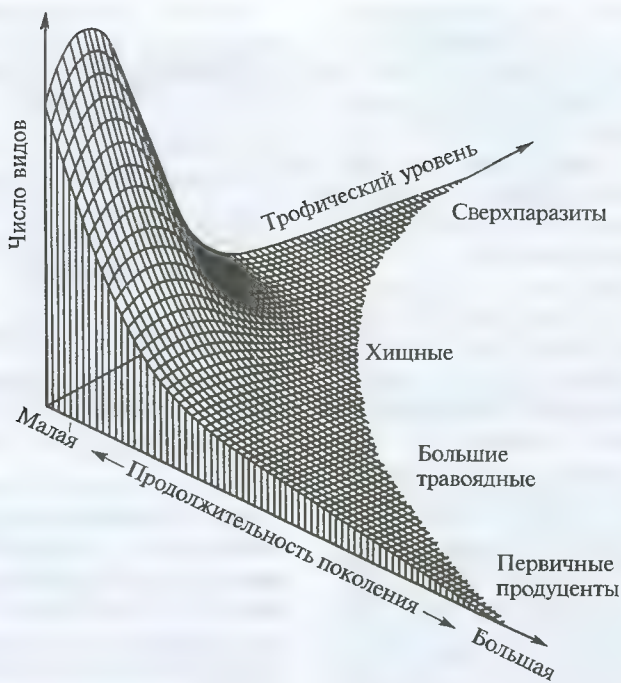
Прежде всего одни биоценозы закономерно сменяют другие в любом определенном участке земной поверхности и такая смена называется *сукцессией* (от лат. *successio* — преемственность). Сукцессии могут быть первичными (начинающиеся на безжизненном субстрате — лавах, скалах, аллювиальных отложениях) и *вторичными*, в процессе которых возникают новые на месте разрушенных биогеоценозов (после пожара, засухи, вырубки леса и т. п.). При отсутствии помех смена сообществ (*сукцессионный ряд*) завершается формированием последней стадии сукцессии — *климаксового сообщества*, или климакса (от греч. *climax* — лестница), которое оказывается крайне устойчивым и способным существовать много дольше, чем любая предыдущая стадия сукцессионного ряда.

В качестве примеров хорошо изученных сукцессий можно привести следующие: песчаная дюна — травянистые растения — банковская сосна — сухой дубовый лес — влажный лес из дуба — климаксовый лес из бука и клена; типичным для средней полосы является такой сукцессионный ряд: травы — кустарник — сосна — лиственные деревья. В ходе сукцессии кривые роста численности разных организмов периодически чередуются, образуя строгую иерархию (рис. 19.1).

Экологические сукцессии в различных сообществах протекают с неодинаковой скоростью и с участием разного числа компонентов. К тому же и климаксовые периоды могут иметь различную продолжительность. Для изменения биогеоценозов характерны некоторые общие черты независимо от типа сукцессии:

1. Все биоценоотические системы оказываются *динамичными*, подвижными, чутко реагирующими на влияния внешней среды и формируемые множеством трофических и топических связей компонентов внутри экосистемы.

2. В процессе развития экосистемы наблюдается удлинение цепей питания, увеличение числа трофических уровней и звеньев в пределах каждого из этих уровней. При этом происходит *дифференциация потоков вещества и энергии*, отражающаяся возрастанием в экосистеме числа видов с узкой пищевой специализацией (при одно-



Р и с. 19.1. Взаимосвязь между братством видов в экосистеме, продолжительностью поколения и трофическим уровнем. Детритоядные формы не включены в модель (по Ч. Фаулер и Дж. МакМагон, 1982)

временном снижении численности каждого вида). Так, по мере развития в экосистеме возникают дополнительные (малые) круги превращения веществ, в которых органика без минерализации вновь включается (через посредство хищников) в цикл круговорота вещества и энергии, происходит возрастание видового и биохимического разнообразия.

3. В результате удлинения цепей питания *увеличивается время удержания вещества и энергии*, часто выражающееся в появлении крупных долгоживущих организмов. В климаксе жизнь экосистемы основана на веществе, циркулирующем в биотическом круговороте. Из этого круговорота мало что выводится, но зато и общая продукция оказывается меньшей, чем на предыдущих стадиях экологической сукцессии. Поэтому *максимум биомассы и продукции не совпадает с климаксом*.

Климаксные фитоценозы представляют собой устойчивые и динамические системы. Климаксные сообщества характеризуются относительной устойчивостью состава,

структуры, продукции, определенной сезонной и флуктуационной изменчивостью, энергетическим равновесием — равенством между количеством фиксируемой фототрофами солнечной энергии и расходом ее на дыхание всеми организмами, входящими в состав биоценоза (рис. 19.2).

Повышение содержания органического вещества (в основном в почве) идет до кли-



Р и с. 19.2. Взаимоотношения между процессами исчезновения (1) и включения новых видов (2) в экосистему в течение сукцессии (по З. Витковскому, 1973). Стрелками показаны точки высшего видового разнообразия и низшей стабильности

максного состояния, после чего прекращается. До климакса накапливается и азот. Увеличение органики в почве означает иммобилизацию элементов минерального питания, все большие количества которых сосредоточиваются в опаде, подстилке, гумусе. В то же время возрастает способность системы удерживать эти вещества от вымывания за пределы биогеоценоза.

По мере продвижения к климаксу все большее значение приобретает деятельность *сапрофитов* (обеспечивающих разложение и минерализацию опада), возрастает роль симбиотических связей *фототрофов* с грибами — сапрофитами, переводящими накопленное растениями органическое вещество в усвояемое другими членами экосистемы состояние.

В таких развитых климаксных экосистемах, как экосистемы тропических влажных лесов, отсутствуют численно доминирующие виды: на одном гектаре тропического леса встречаются сотни видов разных деревьев. В результате стабильная работа экосистемы обеспечивается даже при вымирании отдельных видовых популяций — *зависимость экосистемы от любой отдельной видовой популяции минимизируется*, и экосистема становится более стабильной (за счет возможности замены одних ее членов другими в круговороте вещества и энергии). Разрушение таких стабильных климаксных экосистем оказывается возможным лишь при резком изменении климата либо при действии каких-то катастрофических факторов (вулканизм и т. п.).

От начала первичной сукцессии до климакса проходят обычно многие столетия. Так, климаксовый дубовый лес на кварцевых дюнах оз. Мичиган возник за 1000 лет, в Японии на лавах климаксовый лес возник за 700 лет. Основные особенности экосистем, меняющиеся в процессе сукцессии, приведены в табл. 19.1.

Максимальным видовое разнообразие оказывается не в конце серии (климаксе), а в некоей средней стадии, когда еще существует большинство пионерных видов и уже присутствуют виды, характерные для климакса.

Т а б л и ц а 19.1. Важнейшие изменения, происходящие при сукцессии с экосистемами (по Ю. Одуму, 1969, из Т.А. Работнова, 1978)

Особенности экосистемы	Серийные стадии	Климакс
Соотношение валовой продукции к общей биомассе	Высокое	Низкое
Пищевые сети	Простые	Сложные
Количество органического вещества	Небольшое	Большое
Видовое разнообразие	Низкое	Высокое
Ярусность и мозаичность	Слабо выражены	Хорошо выражены
Длительность жизни особей	Короткая	Длительная
Симбиотические отношения	Не развиты	Развиты
Устойчивость к внешним воздействиям (самовозобновляемость)	Слабая	Сильная
Энтропия	Высокая	Низкая
Информация	Низкая	Высокая

Но можно ли считать сукцессию эволюционно значимым событием в развитии экосистемы? Сукцессионные ряды (в каких бы местах климатической зоны ни происходили) идут одним и тем же путем, приводят к одному и тому же результату. *Скорее всего сукцессии — не механизм, а продукт эволюционного процесса, затрагивающего экосистемы.*

Вековые сукцессии. Филогеногенез. Известно, что сукцессии бывают разного типа. С точки зрения эволюции экосистем нас прежде всего интересуют *вековые сукцессии*, охватывающие многие десятки и сотни тысяч лет и меняющие облик целых биомов. В.Н. Сукачев называл такие вековые сукцессии *филогеногенезами*. В процессе филогеногенеза возникают новые типы фитоценозов, происходящие на основе



Рис. 19.3. Пример установления пути формирования типов фитоценоза в регионе: филоценогенез классов формаций (крупных типов фитоценозов) в Маньчжурии (по Т.А. Работнову, 1985)

становления совершенно новых, отсутствовавших ранее *типов консорций*¹.

Филоценогенез связан с возникновением и отбором автотрофных растений, входящих в состав определенных фитоценозов (совместно с другими автотрофами) и образующих консорции с разнообразными гетеротрофами. Он сопровождается возникновением новых видов и изменением свойств ранее существовавших видов. *По масштабам и последствиям филоценогенез* как будто бы *отражает протекание эволюции на уровне экосистем*. Можно выделить по крайней мере четыре общие особенности такого процесса: усложнение структуры и насыщение видами; повышение целостности экосистемы; увеличение замкнутости и повышение автономности (повышение независимости внутриценозной среды от флуктуаций внешних факторов); повышение степени преобразования абиотических компонентов среды.

Другой подход к анализу эволюции экосистем состоит в восстановлении последовательности формирования крупных экоси-

стем, *установлении путей формирования типов ценозов в данном регионе*. Пример подобного подхода показан на рис. 19.3, где изображено филогенетическое древо (филоценогенез) крупных типов фитоценозов (*классов формаций*, по Б.Б. Соचाеве). Все эти классы формаций произошли из древней маньчжурской праформации (признаки которой сохранились в большей степени в типе фитоценоза смешанных лесов). Наиболее древними формациями из существующих ныне являются сосняки и травянистые ксерофиты. Ряд формаций возник в результате деятельности человека (дубняки, кустарники, луга).

Третий подход демонстрируют работы палеонтологов, вскрывающих сложные взаимоотношения между динамикой таксономического разнообразия экологически сопряженных групп организмов на протяжении десятков и сотен миллионов лет. Показано, что эволюция крупных (в масштабах целого континента) экосистем начинается с преобладания относительно малоспециализированных форм. Затем наступает период специализации и происходит заметный рост таксономического разнообразия, за которым может наступать период сокращения разнообразия специализированных форм и рост числа малоспециализированных. Таким образом, кроме процесса конкурентного вытеснения малоспециализированных форм более специализированными в эволюции крупных экосистем происходят и какие-то другие, более сложные процессы (А.С. Раутиан). При этом, несомненно, процессы фи-

¹ Консорция (от лат. *consortium* — соучастие) — *сочетание разнородных организмов, тесно связанных в своей жизнедеятельности общностью судьбы* (Раменский, 1952). Консорция состоит из центрального ядра (*детерминанта консорции*), образованного ценотической популяцией автотрофного неэпифитного вида растений (т.е. совокупностью его особей в пределах конкретного фитоценоза), и организмов, связанных с ними трофически или топически.

логенеза крупных групп зависят от структуры адаптивных зон (В.В. Жерихин) и одновременно эволюция экосистем определяется процессами филогенеза таких таксонов (Н.Н. Каландадзе, А.П. Расницын).

Первично экосистемы складываются на базе окружающих комплексов живых существ с внедрением каких-то мигрантов. По этой причине иногда даже сходные внешне экосистемы (болото, степь, полупустынь и др.) могут возникнуть на разной видовой основе. В ходе эволюции биосферы экосистемы перестраивались (филоценогенезы) путем вымирания одних и появления других групп организмов. Так, например, в меловом периоде происходили коренные перестройки филоценогенезов наземных экосистем, связанные с появлением и распространением цветковых растений, сменой мезофитной растительности ксерофитной. Это, в свою очередь, было связано с появлением и распространением разных семейств насекомых (В. Жерихин). Аналогичные и более крупные экосистемные перестройки филоценогенезов были связаны с появлением организмов с минерализованным скелетом, наземных животных и др.

19.3. Эволюция островных экосистем. Динамика видового состава экосистем

Изменение состава экосистем в прошлом (особенно при сильных климатических возмущениях) и в настоящем связано с вымиранием одних видов и иммиграцией других. На модели экосистем островов разной величины показано (Р. МакАртур, Э. Уильсон), что вымирание видов на маленьких островах компенсируется появлением новых иммигрантов и скорость вымирания имеет тенденцию возрастания с увеличением числа видов (рис. 19.4). Число иммигрантов на островах пропорционально уменьшалось по мере увеличения общего числа видов в сообществах, как результат усиления межвидовых взаимодействий и повышения стабильности экосистемы. Равновесие сообществ было более устойчивым на островах большего размера и при наличии

большого числа компонентов. Эти выводы были подтверждены на примере изучения сообществ Британских островов, на Новой Гвинее и Тринидаде, а также сообществ горных цепей. Здесь уместно вспомнить заключение Ч. Дарвина о большей интенсивности процесса «фабрикации» видов на крупных островах.

Несмотря на достигнутые успехи в изучении закономерностей динамики экосистем, все еще представляется трудной задача предсказания видового состава будущих сообществ. Это пока решается с множеством оговорок, исходя только из возможного влияния ближайших сообществ. Видовой состав будущих сообществ зависит также от эволюционной истории. Так, дятлы как насекомоядные представляют компонент многих сообществ. Однако их нет на Галапагосских островах, хотя там много насекомых; их функцию там выполняют некоторые вьюрки, клюв которых короче клюва дятла. Для добычи насекомых из трещин коры деревьев вьюрки пользуются колючками кактусов (держат их в клюве, они выковыривают насекомых из-под коры). Точно так же экологическую роль плодоядных обезьян в лесах Азии и Новой Гвинеи выполняют птицы.

Трудно предсказуемы и различия в числе видов, обитающих примерно на одинаковой площади в разных местах: есть попытки связывать их с совпадением условий для конкуренции видов, наличием в составе сообществ видов, подверженных резким перепадам численности, возрастом местообитания и климатом. По мере развития сообщества оно насыщается большим числом видов, что приводит к усложнению межвидовых отношений и увеличению числа действующих в нем биотических факторов. Увеличение числа видов в сообществе способствует более или менее равномерному распределению экологических факторов между видами, т. е. повышению стабильности сообщества. Этим отчасти и обусловлена устойчивость многокомпонентных сообществ. Разрушение таких сообществ также происходит, и процесс их развития повторяется, что показано на примере сообществ рек после выброса токсических веществ (химикатов) и полей после неумелого применения

удобрений. Подобные стрессовые воздействия влекут за собой усиление действия одного из многочисленных экологических факторов и доминирование небольшого числа наиболее устойчивых видов.

Обнаружена и другая тенденция в развитии экосистем: преобладание в ее составе мелких животных над крупными. Замечено, что с увеличением размера тела особей второе численность вида уменьшается в 10 раз. Полагают, что это связано с ослаблением ожесточенности борьбы за места обитания у мелких животных по сравнению с крупными; мелкие животные легче уживаются на ограниченных площадях.

19.4. Отбор экосистем

Ч. Дарвин показал, что главным условием возникновения внутривидового и межвидового разнообразия оказывается естественный отбор (см. гл. 10). Сегодня мы знаем немало генетических и экологических процессов, ведущих к возникновению и поддержанию разнообразного *внутривидового полиморфизма*. Главным условием поддержания качественного разнообразия экосистем также является естественный отбор. Первично действуя на уровне популяций каждого вида, естественный отбор, проходящий в биогеоценозе одновременно по сотням и тысячам популяций, может и должен приобретать новые, мало изученные сегодня формы. Предположение о таком действии отбора есть уже в трудах А. Уоллеса (1868) и развито С. Эмерсоном (1960). Подчеркнем, что *отбор экосистем* отличается от упоминавшегося выше (см. гл. 10) *группового отбора* прежде всего тем, что в процессе отбора экосистем отбираются и сохраняются *сложнейшие комплексы взаимосвязанных видовых популяций с конкретными занимаемыми ими местобитаниями*. Не вполне ясны пока результаты, к которым может вести такой отбор (кроме, естественно, выработки общей приспособленности, соответствия конкретных биогеоценозов и других типов экосистем абиотической среде). Еще неясно, может ли быть такой отбор направлен на повышение

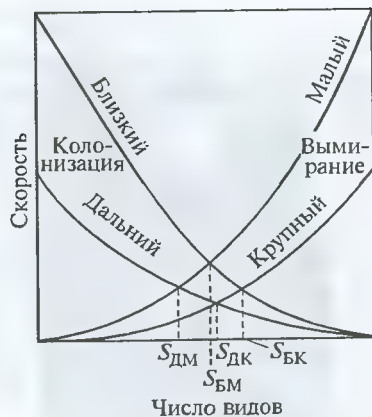


Рис. 19.4. Модель взаимодействия изоляции и площади местообитания, показывающая возможность существования нескольких равновесных состояний в процессе проникновения новых видов и темпа вымирания аборигенных форм. Равновесное число видов при прочих равных условиях будет меньше на удаленных островах, на более мелких островах и на островах с менее разнообразными биотопами, $S_{ДМ}$, $S_{ДК}$, $S_{БК}$ — точки равновесия (по Р. МакАртуру и Е.О. Вильсону, 1967)

видового разнообразия (и возникновение новых видов) и биопродуктивности экосистем, степени утилизации и повышения эффективности использования источников энергии, повышения информационной емкости и т. п. общих характеристик экосистем.

19.5. Методы изучения эволюции экосистем

Исследования эволюции экосистем, по существу, лишь разворачиваются. Они очень сложны, и не в последней степени в связи с трудностью сбора надежного материала по палеобиогеоценозам. По-видимому, развитие микропалеонтологии позволит существенно продвинуться в этом направлении. В то же время уже сейчас есть немало интересных работ по количественному и качественному анализу отдельных сообществ на протяжении значительных периодов (рис. 19.5).

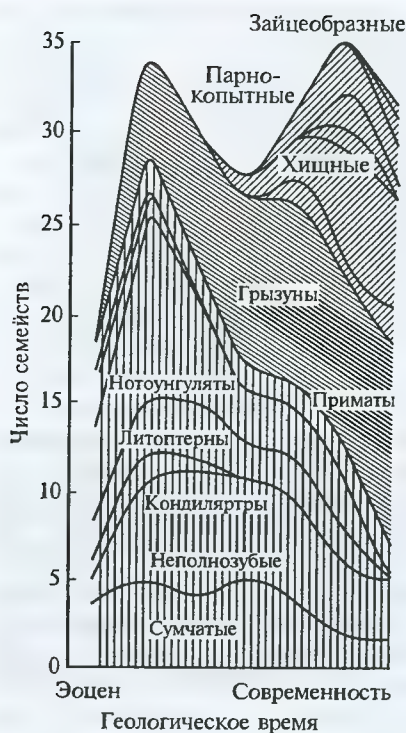


Рис. 19.5. Динамики состава фауны млекопитающих в одном из районов Южной Америки на протяжении последних 50 млн лет отражает ход эволюции экосистем (по Дж. Симпсону, 1983)

Сбор данных в области эволюции экосистемы ныне происходит по разным направлениям. Одним из них является *восстановление* с помощью все более совершенных палеонтологических методов *облика прошлых экосистем и установление их последовательности во времени*, т. е. генетических связей экосистем. В другом подходе используется метод так называемых *процессуальных реконструкций*: сравнение находящихся на разных этапах эволюционного процесса сходных экосистем и реконструкция на этом основании всего хода развития такого типа экосистем. Третьим направлением является анализ так называемых *природных экспериментов*: случаев природных феноменов, которые допускают однозначную интерпретацию интересующих

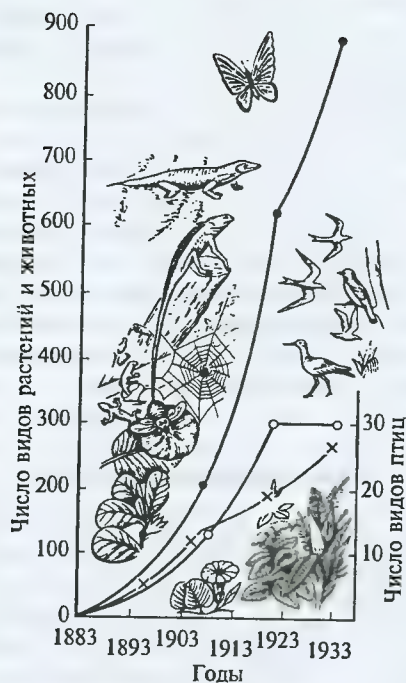


Рис. 19.6. Динамика видового разнообразия на о. Кракатау после полного уничтожения аборигенной флоры и фауны вулканическим взрывом в 1893 г. (по Р. МакАртуру и Е.О. Вильсону, 1967)

Крестики — число видов растений, светлые кружки — число видов гнездящихся птиц, зачерненные кружки — суммарное число видов растений и животных

нас событий. Для экосистем таким случаем, по-видимому, служит развитие биогеоценозов на первично безжизненных субстратах — песках, лавовых полях, вулканических (рис. 19.6) и других экологических островах т. е. первичных сукцессий. Среди других методов изучения эволюции экосистем — моделирование, изучение особенностей структуры и функционирования экосистем и др. Подчеркнем *невозможность непосредственного исследования процессов эволюции экосистем, происходящих в ином, чем человеческая жизнь, масштабе времени*. Это заставляет, как и в случае с макроэволюцией (см. гл. 14—16) использовать косвенные подходы, т. е. пользоваться лишь дедуктивным методом.

В области изучения макроэволюции остается немало «белых пятен». Наши познания здесь, по-видимому, являются скорее эмпирическими обобщениями, отражающими отдельные грани этого грандиозного процесса. Единого стройного макроэволюционного учения, аналогичного учению о микроэволюции, пока нет. Накопление новых данных по формам и темпам эволюции, принципам преобразования органов и структур в филогенезе, формулировка новых эволюционных «правил», разработка проблем эволюции онтогенеза и концепции эволюционного прогресса — вот лишь некоторые из стоящих здесь задач. Станет ли возможным после этого создание обобщающего учения о макроэволюции, покажет будущее.

Изучение частной филогенетики позволяет не только лучше понять современность, но и представить возможные пути и направления будущего развития населения нашей планеты.

Многое в проблеме эволюции экосистем остается пока неясным. Экосистемы развиваются по каким-то закономерностям, достигают климакса и разрушаются. Среди разнообразных экосистем выделяются элементарные структурно-функциональные единицы — биогеоценозы. Начинает проясняться связь между устойчивостью экосистем и их сложностью. Возможно, какие-то процессы, обусловленные межвидовым отбором, помогут связать процессы на популяционно-видовом уровне с процессами на экосистемном уровне. Познание закономерностей этих процессов — важная задача эволюционных исследований.

1. Что такое макроэволюция? Как связаны между собой процессы микро- и макроэволюции?

2. В чем основные трудности изучения процессов макроэволюции?

3. Каковы эволюционные предпосылки возникновения стабильности онтогенеза?

4. Каковы основные направления преобразования онтогенеза животных и растительных организмов в эволюции?

5. Опишите возможные механизмы возникновения филогенетических изменений в онтогенезе.

6. Каковы главные направления онтогенетических изменений в филогенезе млекопитающих и двудольных?

7. Перечислите и охарактеризуйте возможности разных методов определения скоростей эволюционного процесса.

8. В чем заключаются общие предпосылки филогенетического изменения органов и функций?

9. В чем причины и каковы механизмы вымирания видов, редукции органов?

10. Проиллюстрируйте на примерах возникновения генетического кода, ядра клетки, семян, органов зрения и т. п. сопряженность изменений структуры и функции в ходе эволюции.

11. Почему понятие «прогресс» всегда относительно? Обоснуйте примерами.

12. Где прародина человечества?

13. Возможно ли «очеловечивание» обезьян в наше время?

14. Объясните различия между расами современного человека с позиций эволюционного учения.

15. Некоторые фантасты считают, что у будущего человека будет огромная голова и небольшое туловище. Возможен ли такой путь эволюционного развития для человека?

"Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории."

Ч. Дарвин

Проблемы и перспективы эволюционного учения

В период активного вмешательства человека в биосферу эволюционное учение стало одной из важных биологических дисциплин. Теория эволюции призвана определить оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы, позволяет ставить вопрос о разработке принципов управляемой эволюции (Н.И.Вавилов).

Многие проблемы эволюционного учения еще ждут своего решения, вокруг других происходят в наши дни жаркие дискуссии. Некоторые наиболее часто привлекавшие внимание исследователей в последние годы проблемы кратко освещаются в главе 20.

В последней, 21, главе выделяются четыре главных подхода к оценке значения эволюционного учения с мировоззренческой, теоретической и практической точек зрения.

Современные дискуссии в эволюционном учении

Бесконечное поступательное развитие науки определяет постановку новых проблем перед любой, самой совершенной и, казалось бы, законченной научной теорией. Дарвинизм — не исключение из этого правила. Как и всякое действительно живое научное направление, эволюционное учение постоянно обращается к не решенным прежде или вновь возникающим проблемам. И в процессе их решения либо углубляет и детализирует уже сложившиеся точки зрения, либо выясняет ограничение сферы действия тех закономерностей, которые прежде казались всеобщими, либо вскрывает новые закономерности, включая прежде открытые в качестве частных случаев. Наконец, в процессе исследования каких-то проблем иногда оказывается, что сами эти проблемы были сформулированы неверно.

20.1. Нейтрализм

В связи с успехами молекулярной биологии в анализе генетического кода возникла концепция так называемой *недарвиновской* эволюции (Д. Кинг, Т. Юкес, 1969). Эта концепция основана на предположении о *селективной нейтральности* многих мутаций. В свою очередь, предположение о нейтральности мутаций опирается на факты *вырожденности генетического кода*: не один, а несколько (до шести) нуклеотидных триплетов могут кодировать синтез ряда аминокислот. Например, синтез аминокислоты серина кодируется триплетами УЦУ, УЦЦ, УЦА, УЦГ, АГУ, АГЦ и изменения (мутация) в одном из триплетов не скажутся на результате синтеза. Таких нейтральных мутаций должно быть много — около 30% от возникающих на молекулярном уровне, и

их распространение в популяции, не контролируемое естественным отбором, позволяет предполагать большую роль стохастических, ненаправленных процессов на молекулярном уровне. Исходя из нейтральности этих мутаций предполагается также, что их накопление в геноме может идти с постоянной скоростью. Таким образом, обнаруживая различия в строении белков разных организмов, можно вычислить время расхождения их от общего предка (*концепция молекулярных часов*) (см. 6.2).

Общая концепция *молекулярной эволюции* сформулирована в виде следующих эмпирических правил (М. Кимура): скорость эволюции любого белка (в *полингах*) постоянна и одинакова в разных филогенетических ветвях (1), функционально менее важные молекулы или их части эволюционируют быстрее важных (2), мутационные замены аминокислот с меньшими нарушениями структуры и функции белков являются наиболее обычными (3), функционально новый ген появляется в результате дупликации (4) и случайная фиксация нейтральных (или очень слабо вредных) мутаций в ходе эволюции происходит чаще благоприятных мутаций (5).

Как видно, концепция нейтрализма не отказывается полностью от приспособительного характера эволюции и на молекулярном уровне. Так, в одних белках (фибринопептиды) аминокислотные замены наблюдаются чаще других (гистоны). У первых скорость эволюционных замен аминокислот совпадает со скоростью возникновения мутаций, так как замены не влияют на свойства белка. В гемоглобине ввиду чрезвычайной важности его функции замены наблюдаются реже, чем в молекуле фибринопептидов. У цитохрома С (взаимодействует с ци-

тохромоксидазой и редуктазой) скорость эволюционных изменений еще ниже гемоглобина. Гистон H4 как белок, участвующий в регуляции генетической информации, эволюционно оказывается еще консервативнее цитохрома С.

В последние годы идеи нейтрализма часто рассматриваются в свете гипотезы *молекулярного дрейфа* — влияния на эволюционный процесс выпадающей из-под действия естественного отбора так называемой «эгоистической» ДНК. Эта «эгоистическая» ДНК состоит из некодирующих последовательностей нуклеотидных пар и поэтому не должна влиять на фенотип особи. К некодирующим относятся *мобильные генетические элементы* (мобильные диспергированные гены). У эукариот они могут составлять до 20% генома. К «эгоистической» относят также *сателлитную* ДНК, которая может составлять до половины всей ДНК хромосом и которая, как недавно предполагалось, не транскрибируется и не несет никакой генетической информации.

Сейчас стало известно, что сателлитная ДНК играет существенную роль в митозе и мейозе и ее определение как «эгоистической» неоправданно. То же относится и к ДНК теломер, находящихся на концах хромосом, и к *спейсерам* (отрезкам ДНК, разделяющим гены), и к *интронам* (некодирующим участкам внутри гена). Все эти структуры ДНК оказывают то или иное влияние на проявление генов и доступны для естественного отбора.

Представление о селективной нейтральности каких-то участков генетического кода не выдержало проверки: все сначала считавшиеся нейтральными изменения генетического материала в ходе детального исследования оказывались связанными с особенностями фенотипа, т. е. доступными для естественного отбора. Таким образом, *молекулярный дрейф не является самостоятельным эволюционным фактором*, а лишь увеличивает частоту мутаций, поставляя тем самым материал для естественного отбора.

Изучение белкового полиморфизма разных популяций и подвидов некоторых видов дрозофилы показало, что *все перестановки в последовательности аминокислот оказываются в популяциях в состоянии*

сбалансированного полиморфизма и часто носят клинальный характер. Эти два обстоятельства указывают на серьезное адаптивное значение таких изменений (хотя адаптивное значение каждой конкретной перестановки неясно).

В свое время критика ведущего, творческого значения отбора в эволюции часто была вызвана недостаточно глубоким изучением биологии отдельных видов. Например, возникало сомнение в том, как отбор может «улавливать» ничтожные изменения характера распределения пигмента на крыле бабочки или едва заметные изменения общего тона окраски полевок. Детальное изучение таких случаев в природе показало высокую эффективность отбора и его способность «подхватывать» даже такие признаки.

Еще Ч. Дарвин и С.С. Четвериков обращали внимание на возможность возникновения безразличных наследственных уклонений. Впоследствии Дж. Холдейн привел расчеты, свидетельствующие о возможности снижения приспособленности популяций в результате увеличения полиморфизма (концепция *генетического груза*). По его мнению, отбор, направленный по одному или немногим аллелям, в конце концов должен привести к снижению гетерозиготности. Однако работы, связанные с изучением тонких биохимических изменений методом электрофореза, показали присутствие значительного числа вариантов белков (энзимов) в каждом из локусов при анализе больших популяционных выборок. Наличие такой гетерогенности — очевидный результат действия отбора, идущего всегда одновременно по многим аллелям (см. гл. 10). Отбор по многим аллелям и соотбор, приводящий к возникновению *шлейфа автоматически отбираемых мутаций*, показывают, что *в конечном счете нет мутаций нейтральных, вредных или полезных безотносительно к условиям*. Любая мутация может быть в одном случае явно вредной, в другом — явно полезной, а в третьем, при рассмотрении ее без учета целостности гено типа, кажущейся нейтральной. Поэтому утверждать, что число различий в последовательности аминокислот оказывается нейтральным, — это значит принимать наши современные, неизбежно ограниченные знания за абсолютную истину. Логичнее все

Т а б л и ц а 20.1. Число различий в последовательности аминокислот в α -цепи гемоглобина некоторых позвоночных животных (по Ф. Добржанскому, 1972)

Объект	Чело- век	Горил- ла	Лошадь	Осел	Корова	Овца	Лама	Свинья	Крыса	Мышь	Карп
Человек	0	1	18	20	17	20	20	18	25	17	71
Горилла		0	19	21	18	20	19	19	26	18	70
Лошадь			0	2	18	18	16	17	25	23	70
Осел				0	20	19	18	18	27	25	70
Корова					0	13	22	17	26	20	68
Овца						0	23	18	29	24	70
Лама							0	20	23	18	60
Свинья								0	26	24	70
Крыса									0	28	75
Мышь										0	71
Карп											0

же предположить, что такие различия, совпадающие с уровнем морфофизиологической дивергенции сравниваемых форм (табл. 20.1), отражают какие-то неясные еще сегодня, но тем не менее функционально важные адаптивные особенности групп. «Недарвиновская эволюция» на молекулярном уровне за счет нейтральных мутаций и дарвиновский естественный отбор взаимодополняющие и не противоречащие друг другу концепции (Ю.П. Алтухов, Н.Н. Воронцов).

20.2. Направленность и ограниченность эволюционного процесса

Естественный отбор может действовать по любому признаку или свойству, изменяя любой наследственный признак в чреде поколений. Однако было бы неверным на основании этого делать вывод о безграничности возможностей эволюции конкретной группы.

В проблеме направленности два основных аспекта: собственно проблема *направленной эволюции* и проблема реально существующих *ограничений в эволюции* того или иного филума. Рассмотрим эти направления более подробно.

В конце XIX в. Т. Эймер выдвинул концепцию *ортогенеза* (прямолинейное раз-

витие), которую он противопоставил теории Ч. Дарвина. Согласно ей (впоследствии с близкой системой взглядов — концепцией *ногогенеза* — выступил Л.С. Берг), эволюция осуществляется не на основе отбора случайно возникающих наследственных уклонений, как предполагал Ч. Дарвин, а на основе реализации неких внутренних законов (от греч. «*nomos*» — закон). Такая эволюция (ногогенез) была противопоставлена дарвиновской эволюции как эволюции на основе случайности (*тихогенез*).

Сейчас можно сказать, что подобное противопоставление оказалось неточным уже потому, что *статистическая природа многих явлений жизни* (в том числе и эволюционных закономерностей) определяет важную роль случайности и не исключает, а предполагает проявление *необходимости*.

Говоря о развитии на основании определенных «внутренних законов», можно привести множество примеров, вроде бы подтверждающих прямолинейный характер эволюции: например, от пятипалого предка до однопалой современной лошади можно провести прямую линию, внешне как бы выражающую реализацию «внутренней закономерности» потери пальцев ноги (см. рис. 6.4).

Среди других примеров якобы направленности эволюции — редукция размеров и

упрощение строения у однолетних трав, уменьшение размера тела островных животных по сравнению с их материковыми предками, усиление закрученности у некоторых моллюсков в позднем олигоцене и великое множество подобных эволюционных трендов, проявляющихся в ходе филогенеза разных групп независимо друг от друга.

Адаптации, внешне производящие впечатление направленности, реализуются в ходе эволюции всех достаточно подробно изученных филогенетических стволов (см. рис. 6.5).

Теория отбора дает объяснение всем этим случаям: на каждом из этапов эволюции естественный отбор оставлял особи с особенностями, лучшими в определенных условиях. Если условия существования группы сохранялись стабильными достаточно длительное время, направление действия отбора в ряду поколений также оставалось стабильным. Именно *отбор направлял эволюцию по определенному руслу*. Внешняя направленность, выражающаяся в развитии определенных особенностей строения в ходе эволюции, обусловлена не имманентными «внутренними» закономерностями, а действием отбора.

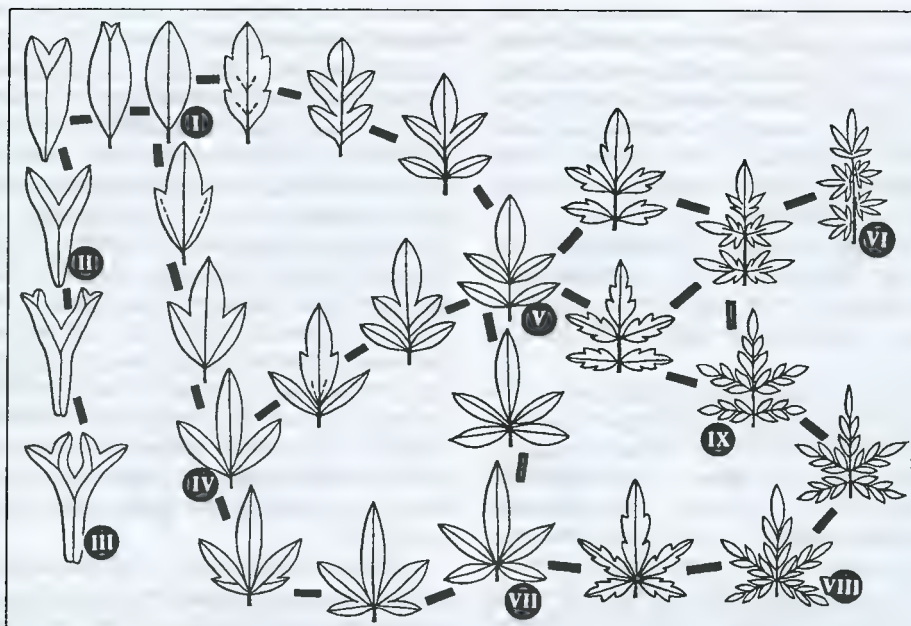
Однако у проблемы направленности в эволюции есть и второй аспект: существование тех или иных *эволюционных запретов*. Например, у червеобразного существа практически нет онтогенетических предпосылок для формирования крыльев, но такие предпосылки есть у млекопитающих (в виде подвижного скелета конечностей и подвижной кожи). У человека нет онтогенетических предпосылок для формирования кисточки на кончике хвоста, потому что у него нет развитого хвоста, но такие предпосылки есть у других млекопитающих с развитым хвостом. *Изменчивость признаков и свойств у любого вида живых организмов всегда ограничена*.

Выяснение системы запретов в эволюции той или иной группы является перспективным подходом предвидения возможных путей эволюции группы в дальнейшем. Часто такие системы запретов бывают связаны с некоторыми физико-химическими или структурно-механическими свойствами живых организмов. Поясним это аналогией со строением кристаллов в неорганической

природе. Установлено, что в природе возможно существование только 231 формы кристаллических решеток (расположение структурных компонентов внутри кристалла). И все существующее разнообразие кристаллов ограничено числом вариантов, определяемых физико-химическими свойствами атомов и молекул. Аналогичные системы запретов существуют в живой природе. Необходимость снабжения листа зеленого растения питательными веществами, оттока синтезированных продуктов в другие части растения, а также необходимость механической поддержки листовой пластинки определяет систему структурно-механических запретов в эволюции формы листовой пластинки, включающую все возможные варианты формы листа как органа фотосинтеза (рис. 20.1).

Ярким выражением системы запретов является закон (точнее — правило) *гомологических рядов* в наследственной изменчивости (Н.И. Вавилов, 1922): «*Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов*». Такие «сходные ряды наследственной изменчивости» являются своего рода эволюционными каналами, которые ограничивают и как бы *канализируют* эволюционный процесс. Невольно напрашивается аналогия с процессом *канализации онтогенеза*, рассмотренном в гл. 14 (см. рис. 14.5).

Выражением существования неких эффективных эволюционных запретов является и то обстоятельство, что природа за миллиарды лет эволюции не «изобрела» колеса как эффективного способа передвижения. Это произошло потому, что существует определенная система структурно-механических запретов. Выяснение таких систем запретов — не простое дело, как может показаться на первый взгляд (рис. 20.2). Известно, например, что акуловые рыбы могут жить на значительных глубинах и в поверхностных слоях воды, в открытом море и на мелководье, но не могут жить в пресных водах — у них иной тип водно-солевого обме-



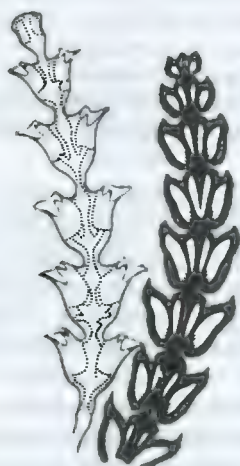
Р и с. 20.1. Взаимоотношения всех возможных вариантов формы листовой пластинки. Пример ограничений в эволюции, связанных со структурно-механическими запретами. I—IX — последовательные варианты формы листьев (рис. С.В. Мейена)

на со средой, нежели у костистых рыб. Налицо существование запрета, основанного на морфофизиологических особенностях ор-

ганизации группы. Однако известны два (!) вида акул, способных жить в пресных водах. Каким-то образом в процессе эволюции здесь система запрета оказалась преодоленной. Изучение таких исключений из правила чрезвычайно интересно. Они — свидетельство необычных путей эволюционного процесса.

Чем выше ранг таксона, тем меньше в целом число запретов. Млекопитающие как класс освоили все имеющиеся на планете адаптивные зоны, тогда как отдельные отряды млекопитающих в процессе специализации приобрели многочисленные системы запретов, препятствующие проникновению в ту или иную зону (например, китообразные — систему запретов жизни на суше, рукокрылые — жизни в почве и т. п.).

Итак, в основе направленности эволюции лежит, с одной стороны, направленное действие естественного отбора на протяжении значительного числа поколений, а с другой стороны, система запретов, обусловленная организацией данной группы. Однако, как многократно



Р и с. 20.2. Возможно, в конструкции скелетных элементов колонии гидроидных полипов *Diphasia* и шишки туи (*Thuja*) выражаются какие-то неизвестные нам пока общие системы структурно-механических запретов (из А. Портмана, 1961)

подчеркивалось ранее, любые морфофизиологические, онтогенетические и генотипические особенности сами по себе — результат предшествующей эволюции (и действия отбора в прошлом).

Таким образом, современная эволюционная теория не только не отвергает явление направленности в эволюционном развитии, но, напротив, подчеркивает его как необходимое следствие дарвиновского понимания характера эволюции.

20.3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция

Проблема монофилии — пример того, как накопление новых данных заставляет ограничить сферу приложимости некоторых, еще недавно казавшихся всеобщими принципов.

Принцип монофилии — происхождения групп от одной предковой формы — основа классической филогенетической систематики. Однако в современной трактовке принципа монофилии произошли изменения. Еще Ч. Дарвин считал, что новый вид происходит не от одной, а от многих особей. Сегодня это положение полностью подтверждено развитием учения о микроэволюции: ясно, что элементарная эволюционная единица не особь, а отдельная популяция, поэтому выражение «происхождение от единого предка» нельзя понимать буквально, в смысле происхождения от единой особи. *Монофилетической надо считать группу, происходящую от одной группы того же таксономического ранга.* Например, семейство современных ластоногих (ушастые и настоящие тюлени) произошло от групп видов, принадлежащих, видимо, даже к разным семействам отряда хищных. Однако это не дает основания для признания современного отряда ластоногих *полифилетической группой*: весь отряд ластоногих произошел от одного отряда хищных.

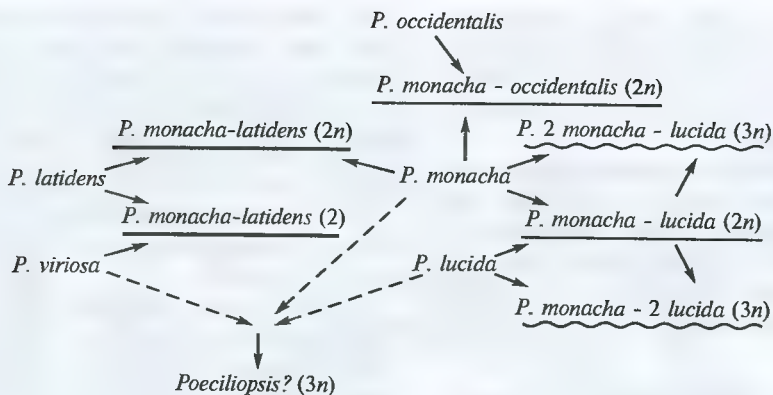
Другой пример. Класс млекопитающих характеризуется определенным набором основных признаков и свойств, отличающих их от рептилий. Этот набор признаков (постоянная теплокровность, живорождение, вскармливание детенышей молоком, развитие мозга, особенности локомоции, строе-

ние органа слуха и другие особенности) возник, как показывают палеонтологические данные, не у одного вида или группы близких видов, а в разных стволах одного пучка филогенетически близких групп рептилий, причем не одновременно (см. рис. 17.2). Тем не менее весь класс млекопитающих надо считать монофилетической группой; он возник от одного таксона того же ранга (от класса рептилий).

Сейчас много примеров того, как по мере накопления данных по морфологии, палеонтологии, особенностям образа жизни отдельных групп их приходится разделять на самостоятельные. Так было с отрядом грызунов (Glires), в который еще недавно включали в качестве подотряда зайцеобразных. Теперь нет сомнения, что сходство зайцеобразных с грызунами внешнее, конвергентное, и ныне они выделены в самостоятельные отряды Lagomorpha и Rodentia, имеющие разное происхождение. Еще недавно в один отряд хищных птиц объединяли соколов и сов — две совершенно различные по происхождению группы птиц. Как только выясняется полифилетический характер таксонов, их следует разделять.

Однако проблема монофилии не исчерпывается признанием концепций *широкой монофилии* (происхождением одного таксона от другого такого же систематического ранга). В гл. 13 приводились некоторые из многочисленных примеров *гибридогенного видообразования*. Многие виды ириса, табака, полыни, костра, мятлика и других растений имеют гибридогенное происхождение (путем аллополиплоидии — гибридизации с последующим удвоением числа хромосом). Это означает, что на *микроэволюционном уровне полифилия возможна*. Возможность возникновения нового рода посредством гибридизации, т. е. полифилетически, доказана экспериментально (см. рис. 6.28). Сейчас известен ряд природных межродовых гибридогенных форм. Среди них рябинокизильник (*Sorhocotaneaster*), распространенный на юге Якутии, ячмень-клинелимусовый гибрид (*Hordeum* × *Clinelymus*), распространенный на Памире, гибрид алычи и абрикоса — в Молдове.

Интересными примерами гибридогенного видообразования служат некоторые виды амфибий (из группы европейских зеленых



Р и с. 20.3. Сетчатая эволюция в гибридном комплексе диплоидно-триплоидных, одно- и двуполых рыб рода *Poeciliopsis*. Однополые формы гибридного происхождения не подчеркнуты, диплоидные гибридогенные подчеркнуты, триплоидные гиногенетические подчеркнуты волнистой линией. В скобках указана степень полиплоидности однополых форм (по Б.В. Васильеву, 1985)

лягушек) и рептилий (кавказские скальные ящерицы). В последнем случае видообразованию способствует возникновение партеногенетических форм.

Итак, существующие генетические механизмы (аллополиплоидия, партеногенез) позволяют в определенных случаях прорвать барьер внешней стерильности, характерный для видовых форм в природе; это и ведет к полифилетическому возникновению видов. В этих случаях так называемое *сетчатое родство* (рис. 20.3), которым связаны все популяции внутри вида, обменивающиеся генетической информацией, *оказывается частично характерным и для групп видового ранга*. В последние десятилетия анализ происхождения каждой крупной филогенетической группы превращает ее из древа в куст. По-видимому, завоевание каждой крупной адаптивной зоны (основа возникновения последующего процесса аллогенеза — образования многих дочерних форм с частными адаптациями) было связано с тем, что в гомологичных участках генома не одного, а разных видов подхватывались отбором гомологичные мутации. Поэтому «переход в другую адаптивную зону ... может затрагивать одновременно не один, а многие виды, принадлежащие к разным семействам и отрядам исходного класса» (Н.Н. Воронцов, 2001, с. 515, 517). Такой параллельный выход нескольких видов в новую зону и образование там новой крупной системати-

ческой группы называется парафилией. Парафилитическое происхождение предполагается не только для млекопитающих (см. рис. 17.2), но и для голосеменных, и покрытосеменных. Впрочем, как обращает внимание Н.Н. Воронцов, в основе парафиии все же лежит дивергенция: сама возможность гомологичного мутирования определяется общностью происхождения.

Другим фактором, заставляющим по-иному взглянуть на всеобщность и обязательность проявления принципа монофилии в возникновении природных таксонов, является существование огромной и разнообразной группы лишайников. Известно, что лишайники — своеобразные комплексные организмы, которые состоят из зеленых водорослей и грибов аско- или базидиомицетов. Образующие лишайники грибы не могут жить без водорослей. Существует около 10 000 видов лишайников, выделяемые как особый класс Lichenes. При этом возникает своеобразная ситуация: одновременно существуют филогенетические системы, включающие порознь водоросли, с одной стороны, а аско- и базидиомицеты — с другой. В то же время существует особая, самостоятельная филогенетическая система для лишайников. В целом как систематическая группа организмов они имеют полифилетическое происхождение.

При обсуждении проблемы полифилии приходится вспомнить и гипотезу о симбиогенном происхождении основных групп со-

временных организмов путем последовательного объединения аэробных бактерий и микоплазм (см. гл. 5). Это позволяет говорить о полифилетическом происхождении типов и царств живой природы.

Итак, *разнообразие эволюционных путей живой природы оказывается большим, чем это предполагалось* в 50-е гг. XX века: в некоторых специальных случаях в процессе эволюции могли на разных уровнях вторично возникать полифилетические таксоны.

20.4. Проблема вида

В проблеме вида (см. гл. 12) много интересных вопросов, заслуживающих исследования. Современные генетико-эволюционные определения вида (и популяции) относятся обычно к перекрестноразмножающимся организмам. Генетическое единство как главный критерий неприменимо в полной мере к популяциям агамных, облигатно-партеногенетических и самооплодотворяющихся видов. Однако и у таких организмов вид как качественный этап эволюционного процесса должен реально существовать. Формулировка понятия вида (и популяции) у таких форм, видимо, должна быть основана на общности исходного генетического материала и на точном учете места, занимаемого данной формой в биогеоценозе или целой системе биогеоценозов.

До конца не решена проблема вида в палеонтологии. В палеонтологии понятие «вид» не вполне сопоставимо с таковым в неонтологии. В неонтологии в данный момент времени мы всегда имеем как бы срез одной из ветвей филогенетического дерева. Именно в плоскости этого среза и осуществляется обмен генетической информацией между отдельными популяциями — главный процесс, интегрирующий вид как единое целое в эволюции. В палеонтологическом материале исследователь имеет дело обычно с другой плоскостью рассмотрения филогенетического ствола — всегда по вертикали, по временной оси. Участок филогенетического ствола, эквивалентный виду в неонтологии, в палеонтологии правильнее называть не видом, а *фратрией* (см. гл. 12).

Рано или поздно с накоплением палеонтологических данных о распространении вымерших организмов со значительным уточнением возраста ископаемых остатков, с проникновением в палеонтологию феноетических методов исследования, несомненно, возникнет возможность более точно сопоставить вид (фратрию) в палеонтологии и вид в неонтологии. Пока же всегда надо иметь в виду, что палеонтологические «виды» не вполне эквивалентны видам современным.

Проблема *содержания вида* встает и при сопоставлении видов из разных групп. У птиц, например, преобладающим путем видообразования является географическое — возникновение географической, как правило, изоляции какой-либо группы популяций исходного вида (на островах и т. п.). У растений и некоторых беспозвоночных часты случаи видообразования, связанные с хромосомными перестройками (например, полиплоидией) бок о бок обитающих исходных форм. Сказываются ли, таким образом, пути видообразования на морфофизиологическом содержании новых видов? Видимо, да, поскольку обычно виды, возникающие при географическом видообразовании, обнаруживают больше отличий, чем на путях симпатрического видообразования.

Убедительным доказательством разного эволюционного содержания видов в разных группах могут служить данные о различиях в генетических дистанциях, характерных для ряда групп позвоночных (табл. 20.2).

Т а б л и ц а 20.2. Средние генетические дистанции (при полном сходстве $D = 0$) при сравнении видов внутри одного рода в ряде групп животных (из В.И. Глазко, 1985, Н.Н. Воронцов, 2001)

Группа	D	Число изученных родов (видов)
Насекомые	1,056	1* (23)
Рыбы	0,152—0,580	10 (1167+)
Амфибии	0,462—1,710	7 (510+)
Рептилии	0,650	5 (87+)
Птицы	0,120	12 (173+)
Млекопитающие	0,450	35 (317+)
В т.ч. грызуны	0,002—0,740	23

* *Drosophila*.

Доли различающихся локусов (структурных генов) в геноме между видами дрозofil много выше, чем между видами большинства позвоночных (кроме некоторых родов амфибий). Степень генетической дивергенции между видами приматов оказалась удивительно низкой (D менее 0,1). У птиц уровень различий между родами соответствует различиям между подвидами дрозofil. Высказано предположение (Н.Н. Воронцов), что у позвоночных молекулярная эволюция идет, в основном, за счет регуляторных генов, а у беспозвоночных — за счет структурных генов, и связаны, соответственно, с разными типами онтогенеза (детерминированным развитием у насекомых, и регуляторным развитием у позвоночных).

Приведенные в табл. 20.2 данные соответствуют давно известному систематикам факту, что морфофизиологические различия между видами млекопитающих и птиц обычно значительно меньше, чем между видами амфибий.

С видообразованием связан и другой интересный феномен, привлекающий внимание эволюционистов, — существование групп тесно связанных видов одного рода с как бы *размытыми границами* в некоторых участках совместного их обитания. Описывается все большее число примеров, когда виды, хорошо отличающиеся на большей части ареала, становятся плохо различимыми в каких-то узких (более или менее) гибридных зонах, возникают как бы *цепи форм* (см. 13.2). Похоже, что подобные ситуации встречаются в природе чаще, чем это предполагалось еще недавно, и они заслуживают пристального внимания.

20.5. Эволюция эволюционных механизмов

Историческому изменению подвергались не только группы и сообщества особей, но и сам эволюционный механизм. Например, возникновение полового размножения, раздельнополости было одним из существеннейших моментов, определивших многие черты протекания эволюционного процесса. Не оставались неизменными и от-

дельные компоненты сложного микроэволюционного механизма. Темп спонтанного мутационного процесса сформировался в процессе эволюции как результат взаимодействия многих различных влияний. По-разному в первые эпохи развития биосферы Земли должны были взаимодействовать и остальные элементарные эволюционные факторы. Популяционно-видовой уровень организации живого также сложился не сразу, а в результате длительной и сложной «допопуляционной» эволюции.

Все эти и многие другие вопросы эволюции еще ждут своих исследователей.

Более или менее изучен только (точнее, привлекавший большое внимание исследователей) вопрос о возникновении и роли естественного отбора в эволюции жизни. Предполагается, что отбор существовал до возникновения жизни как таковой, еще на предбиологических этапах развития органического мира (*предбиологический отбор*).

С вопросом эволюции эволюционных механизмов может быть связан вопрос о специфике взаимодействия микроэволюционных факторов в разных группах органического мира (*типология микроэволюции*). Так, например, паразитизм в жизни простейших и многоклеточных может вести к разным эволюционным последствиям: у простейших переход к эндопаразитизму не только не связан с регрессом (как у многоклеточных), но, напротив, ведет к морфофизиологическому прогрессу (Ю.И. Полянский). Видимо, роль крупных мутаций, полиплоидии и межвидовой гибридизации в эволюции растений более значительна, чем в эволюции животных; у животных значительную роль в эволюции играет поведение (состязание, взаимопомощь и т. д.). Подобные факты позволяют предполагать, что с появлением новых крупных групп могут трансформироваться механизмы эволюции (Б. Ренш, И.И. Шмальгаузен).

Знание путей эволюции эволюционных механизмов в прошлом должно помочь решить главную задачу будущего — разработку основ управляемой эволюции. Не исключена возможность, что в обозримом будущем в ноосфере возникнут иные, чем в не контролируемой разумом человека природе, механизмы эволюционного процесса.

20.6. Соотношение микро- и макроэволюции

Существуют представления, согласно которым процессы и закономерности макроэволюции якобы необъяснимы исходя из учения о микроэволюции. Предполагают, что возникновение родов, семейств и т. д. происходит на основе принципиально других факторов и закономерностей, не проявляющихся на популяционно-видовом уровне.

При последовательной постановке вопроса о несводимости макроэволюции к микроэволюции нужно доказать необходимость выделения специального макроэволюционного уровня организации жизни. Однако при современном уровне знаний нет оснований говорить о возможности выделения такого уровня, потому что все макроэволюционные феномены в конце концов состоят из микроэволюционных явлений и событий. Поэтому в принципе анализ процессов макроэволюции может быть проведен исходя из понятий и закономерностей, известных в учении о микроэволюции. Все самые сложные на первый взгляд макроэволюционные феномены, без потери их специфики, объяснимы понятием микроэволюции: все, что возникает на макроэволюционном уровне, связано прежде всего с преобразованием популяций и вида и ведет к формированию приспособлений. Эти процессы, как показано выше, и составляют содержание учения о макроэволюции.

Разделение макро- и микроэволюции вызвано не соображениями их принципиального различия, а желанием более подробно рассмотреть эволюционные явления разного масштаба.

Вышесказанное не следует принимать как некий запрет размышлений на интересную эволюционную тему — особенностью возникновения таксонов разного ранга. На основе действия одних и тех же микроэволюционных сил возникает заурядная адаптация, но может возникнуть и изменение, впоследствии определяющее образование отряда или другой крупной группы. Не связано ли это с разноразличностью генов, подверженных отбору?

Известно, что существуют, с одной стороны, *структурные*, а с другой — *регуляторные гены*. Структурные гены человека

и шимпанзе практически идентичны, а регуляторные гены различаются в большей степени. Может быть, мутации этих групп генов имеют разное значение для видообразования и происхождения более крупных таксонов? Высказывалось мнение, что молекулярный дрейф является специфическим молекулярным механизмом, определяющим (в отличие от обычных мутаций, подверженных действию естественного отбора) механизм макроэволюции. Однако селективное значение могут иметь практически все изменения генетического аппарата (см. 20.1). Это свидетельствует о едином механизме эволюционного процесса, основанном на естественном отборе.

20.7. Современный сальтационизм

Существуют представления о сальтационном, внезапном образовании новых видов, вне действия отбора, путем крупных скачков. Эта идея своими корнями восходит к глубокой древности. В XX в. эти идеи старались обосновать, обращая внимание на наличие «организационных признаков», выходящих якобы за рамки обычных приспособлений (А. Келликер, Э. Зюсс, О. Шиндевольф), или внезапное появление видов путем крупных мутаций (С.И. Коржинский, Г. де Фриз, В. Бэтсон, Р. Гольдшмидт).

Такие подходы (*сальтационизм*) оспаривают дарвиновский тезис о постепенном ходе эволюции (*градуализм*). Заметим, что сам Ч. Дарвин, хотя вслед за Лейбницем отмечал отсутствие в природе скачков («*Natura pop facit saltum*»), не отрицал возможность возникновения эволюционных новшеств «по законам роста и корреляций».

В последнее время идея о скачкообразном характере возникновения видов вновь находит сторонников как среди генетиков, так и со стороны палеонтологов. Учитывая, что среди них находятся исследователи, которых трудно заподозрить в профанации, остановимся на этих взглядах несколько подробнее.

Для многих групп организмов известны так называемые макромутации — мутации, результатом которых является появление у особи признака, характерного для других

крупных таксономических групп. Например, мутация *tetraptera* ведет к появлению у дрозофилы и домового муха второй пары крыльев — признака другого отряда насекомых. В результате мутации *aristopedia* у насекомых вместо антенны возникает нога. Такие системные мутации заметно меняют ход онтогенеза. Мутации *hairless* и *nude* ведут к появлению голых (безволосых) мышей, кошек, собак, овец. Мутация мопсовидности ведет к редукции межчелюстных костей и, как следствие, сокращению размеров лицевой части черепа у человека, собак, кошек, свиней. Подобные факты привели Р. Гольдшмидта в 40-е годы XX в. к представлению, что эволюция может происходить за счет фиксации резких перестроек морфогенеза, вызванных единичными системными мутациями — через возникновение «многообещающих монстров». В разной форме эту идею поддерживали такие видные эволюционисты, как К. Уоддингтон, С. Гоулд и Н.Н. Воронцов. М. Уайт, Н.Н. Воронцов и Р. Маттей развили концепцию внезапного формо(вида)образования на основе хромосомных перестроек на большом материале по кариосистематике грызунов и других млекопитающих, напоминая о гибридогенном происхождении сливы (терн × алыча), экспериментальном синтезе редько-капусты (*Raphanobrassica*), о горизонтальном переносе мобильных диспергированных генов проявляется один из механизмов.

В 60-е годы XX в. было показано широкое распространение дубликации генов (удвоение участков ДНК) при образовании полипептидных цепей гемоглобина и других сложных белков (С. Оно). Фермент карбоангидраза у плацентарных и сумчатых млекопитающих образован двумя полипептидными цепями, а у беспозвоночных, рыб и птиц — одной. Эта дубликация могла произойти при возникновении млекопитающих около 200 млн лет назад (см. рис. 17.2).

Нам представляется, что все эти факты и теоретические предположения (в числе последних — *горизонтальный перенос*) не могут рассматриваться как противоречащие дарвиновской концепции постепенного видообразования. Одна мутация безволосости у предков современного моржа не могла привести к возникновению безволосости как видового признака без многочисленных

дополнительных адаптивных изменений в строении кожи, подкожной жировой клетчатки, механизма кровоснабжения и терморегуляции и пр. Возникновение (и распространение в пределах вида) этого комплекса адаптаций должно было происходить на протяжении множества поколений. Любой «многообещающий монстр», возникший в результате одиночной мутации, должен был пройти все обычные стадии микроэволюции:

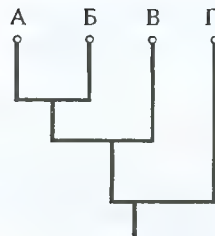
— должна была возникнуть не одна, а хотя бы небольшая, но группа измененных особей;

— должна была возникнуть генетическая изоляция такой группы от исходной формы;

— такая форма видового ранга (см. 13.4) должна была пройти «шлифовку» естественным отбором на протяжении многих поколений, прежде чем образовать собственную экологическую нишу и стать видом (см. гл. 11 и 12).

Убыстрение эволюции, несомненно, происходящее после приобретения каких-то принципиальных приспособлений (например, ароморфозов) и обеспечивающее выход группы в новую адаптивную зону (см. анагенез, разделы 15.3, 15.5), в эволюционном масштабе может внешне выглядеть как скачок, сальтация, не являясь таковым на самом деле.

Второй фронт современного сальтационизма — гипотеза *прерывистого равновесия* или *пунктуализма* (С. Гоулд, Ф. Стенли, Н. Элдридж). Суть пунктуализма состоит в допущении, что эволюция идет только скачками, в промежутки между которыми наблюдается длительный застой — *стазис* (рис. 20.4). При изучении ископаемых остатков пресноводных моллюсков в отложениях африканского озера Туркана, а также некоторых рептилий и млекопитающих не удалось обнаружить переходных форм между видами, характерными для разных непрерывных горизонтов отложений. Периоды же стазиса для некоторых видов моллюсков, по их подсчетам, продолжались 10^5 — 10^7 поколений. Затем виды моллюсков за сравнительно короткое время (10^3 — 10^4 поколений) якобы обнаруживали изменчивость и давали начало дочерним видам. По мнению



Р и с. 20.4. Сопоставление постепенной («дарвиновской») и прерывистой (пунктуалистской) эволюции групп. А—Г — виды. Уровень различий между видами и время дивергенции отдельных филумов полностью совпадают в обоих случаях (ориг.)

пунктуалистов, таким путем образованы примерно 95% видов. Это должно было произойти в результате преимущественного преобразования периферических изолятов в пределах единой популяции и без участия отбора (вымирание предкового вида допускается без конкуренции, новый и предковый виды не отличаются по адаптивности).

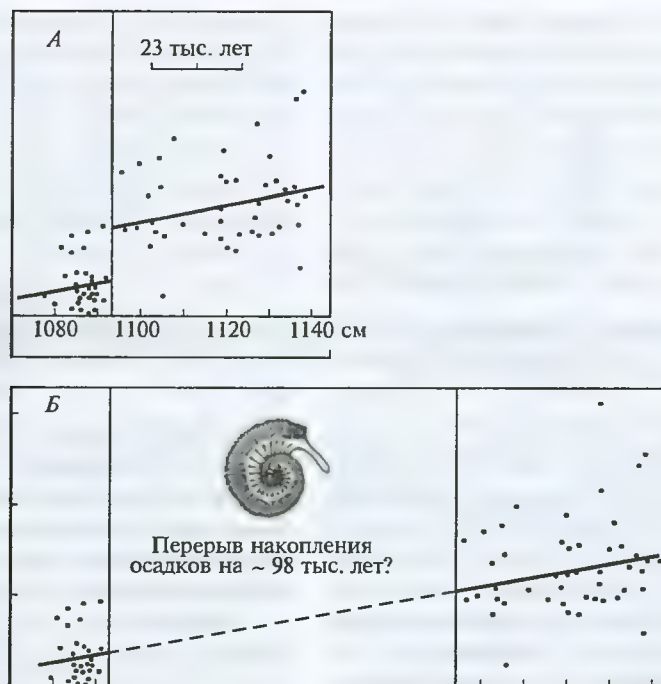
При объяснении вымирания некоторых крупных рептилий сальтационистские тенденции проявляются в поиске причин глобальных катастроф космического характера — падение метеоритов, геомагнитные инверсии, резкое повышение радиационного фона Земли из-за изменения солнечной активности и т. д. Сальтационизм проявился и в молекулярной биологии в стремлениях объяснить возможности быстрого возникновения видов и более крупных таксонов на основе случайного заноса целых блоков генов (*мобильных генетических элементов*) от низших организмов к высшим или от одних групп организмов к другим с помощью фагов и вирусов (*горизонтальный перенос генов*). При таком переносе предполагают возникновение крупных изменений вне действия естественного отбора. В этом же ключе объясняется даже быстрое возникновение Человека разумного как результат резких мутаций, которые могли иметь место в районах повышенного радиационного фона в Африке.

Было бы неправильно огульно отвергать возможности эволюционных изменений на основе сальтаций. Факты говорят о том, что они вполне вероятны и реальны. Так, на примере растений допускается возможность внезапного (быстрого) эволюционного пре-

образования спорангия (путем агрегации и срастания споронных частей водорослей), семязпочек (путем таких же изменений макроспорангиев), преобразования четырехчленного цветка из пятичленного, однодольных из двудольных и т. д. (А.Л. Тахтаджян).

Сальтационные изменения и их эволюционная фиксация характерны и для животных: перенос периферических сосудов или нервов с одного ствола на другой (например, перенос сонных артерий у птиц на правую дугу аорты, а у млекопитающих — на левую, уменьшение или увеличение числа шейных или туловищных позвонков и т. д.). *Однако возможность возникновения признаков, видов и даже других таксономических единиц на основе каких-то резких уклонений не дает оснований для принятия гипотез пунктуализма и тем более сальтационизма.*

Существуют объективные трудности в анализе процесса изменчивости на ископаемом материале, во-первых, ввиду его редкости, что не позволяет исключить возможных переходов между видами (рис. 20.5), во-вторых, из-за возможных смещений места захоронения организмов после их гибели (о переносе на большие расстояния водой и смещении осадочных пластов писал еще Ч. Дарвин); в-третьих, есть данные (в том числе и для ископаемых моллюсков оз. Туркана) об одновременном возникновении эволюционных изменений (в результате отеснения предкового вида на прилегающие территории); в-четвертых, связь между скоростью морфологической эволюции и процессами видообразования, как показывают многочисленные современные данные, отсутствует.



Р и с. 20.5. Пример ненадежности сальтационной интерпретации палеонтологических данных (по Д. Раупу и Д. Стенли, 1974)

В верхнеюрских оксфордских глинах Питерсборо (Англия) обнаружены ископаемые аммониты рода *Cosmoceras*. Эти отложения возникли, по расчетам, со скоростью 1 м за 115 тыс. лет. Важной характеристикой аммонитов является отношение числа ребер к числу краевых шипов на раковине: А — реальное стратиграфическое положение каждого из аммонитов, обнаруженных в слое 1080—1140 см. Линия обозначает среднеарифметическое значение отношения числа ребер к числу шипов. В слое 1093,5 см соседние значения резко смещены, что дает основание для предположения о сальтации признака; Б — части того же графика разнесены таким образом, чтобы восстановить последовательность постепенного изменения морфологии раковин. Альтернативной сальтационному оказывается вполне реальное предположение, что на протяжении 98 тыс. лет осадки в данном месте почему-то не накапливались

Американский палеобиолог Дж. Г. Симпсон, обсуждая роль горизонтального переноса генов в эволюции заметил, что такое явление «не остается за границами этой (синтетической — авт.) теории, а раздвигает их шире» (В. Грант. Эволюция организмов. М., 1980. С. 12). То же самое можно сказать и о других фактах, лежащих в основе разного рода сальтацион-

ных взглядов. Пока не найдено ни одного доказательства, что исходный механизм эволюции в природе — возникновение видов — носит не приспособительный характер, «обходится» без естественного отбора и возникновения адаптаций.

Выше были рассмотрены лишь некоторые из современных проблем, стоящих перед эволюционным учением. Мы не затронули важной проблемы проявления эволюционных принципов на разных уровнях организации живого; не сказали о важности выяснения пути от гена к фену (создание

пока отсутствующей теории индивидуального развития, окажет мощное влияние и на развитие эволюционной теории).

Может быть, когда будут выяснены основные закономерности эволюции биогеоценозов, создана теория индивидуального развития и обнаружены иные пути развития живого во Вселенной, тогда современное эволюционное учение, основанное на теории естественного отбора, окажется лишь составной частью какой-то общей теории развития органического мира. Пока же эволюционная теория с каждым новым принципиальным открытием в биологии укрепляется. Так было после открытия основных генетических закономерностей в начале XX в., так было в середине XX в., после открытия генетического кода и успехов в молекулярной биологии, так, мы уверены, будет и в дальнейшем.

ГЛАВА 21

Значение эволюционного учения

Знание закономерностей эволюционного развития живой природы важно по двум причинам. Во-первых, только эволюционный подход дает возможность достаточно глубоко понять, обобщить и сопоставить данные разных специальных биологических дисциплин. Во-вторых, эволюционный подход необходим для сознательного планирования, предвидения результатов вмешательства человека в развитие биосферы Земли.

21.1. Значение эволюционного учения для охраны среды

Одна из главных проблем человечества сегодня — это проблема взаимоотношения его с биосферой. Человечество с момента возникновения все более активно вторгается в биосферу. Благодаря возрастающей технической оснащенности усиливается власть человека над природой. Две тысячи лет назад Европа была покрыта дремучими лесами, а теперь даже зона степей исчезает как ландшафт. На глазах двух-трех поколений стали исчезать из пищевого рациона многие естественные животные продукты

(например, осетровые и лососевые рыбы, дичь), множество видов животных и растений находится на грани исчезновения, а сотни — навсегда исчезли в результате деятельности человека.

Человек, вторгаясь в природу, еще не научился в достаточной степени предвидеть и предупреждать нежелательные последствия своего вмешательства; наша власть над природой, по существу, часто оказывается призрачной. Человек использует для борьбы с «вредителями» гексахлоран, диелдрин, ртутные и сверхядовитые вещества. Это немедленно ведет, с одной стороны, к эволюционному «ответу» природы — возникновению устойчивых к пестицидам рас насекомых, «суперкрыс», устойчивых к антикоагулянтам, и т. п. С другой стороны, это же воздействие ведет к гибели многих животных и растений, не бывших прямыми объектами нашего хозяйственного воздействия.

Часто таким же катастрофическим становится промышленное загрязнение. Миллионы тонн стиральных порошков, попадая в сточные воды, убивают высшие организмы и вызывают невиданное прежде разви-

тие цианей и некоторых микроорганизмов. В результате большие территории и акватории на планете как бы отбрасываются на миллиарды лет назад. Эволюция в этих случаях приобретает уродливые формы, и не исключено, что в будущем человечество столкнется с неожиданной «эволюционной угрозой» со стороны каких-нибудь суперустойчивых к промышленным загрязнениям микроорганизмов, бактерий и цианей, которые смогут изменить облик нашей планеты в нежелательном направлении.

Во всех случаях происходит изменение равновесия биосферы, энергетических потоков, идущих через биогеоценозы, генетической информации, передающейся от поколения к поколению нарушаются генетические изоляционные барьеры. Изучение последствий этих изменений — важная эволюционная проблема. Без таких исследований нельзя рационально вмешиваться в процессы, протекающие в биосфере Земли. Поэтому голоса в защиту природы, ранее часто звучавшие лишь с позиций эстетики, превращаются в грозное предупреждение о важности сохранения бесценного, уникального, созданного в процессе миллиардов лет эволюции на Земле генетического фонда. Никто сегодня не может сказать, для чего нам завтра может понадобиться генофонд волка, гаттерии или махаона. Генофонды всех без исключения видов живых существ представляют собой ни с чем не сравнимый, бесценный дар эволюционного процесса. Даже частичное его уничтожение является безумием с эволюционной точки зрения.

В последние годы стали распространяться генетически модифицированные организмы (ГМО) — формы с чужеродными генами. Последствия этого вторжения в биосферу могут стать катастрофическими. Одна из серьезных проблем охраны окружающей среды — утилизация большого количества пластмассовых отходов, в частности пленочных и полимерных покрытий. Эти отходы годами не разлагаются бактериями, сжигаются с выделением диоксидов и других опасных веществ и т. п. Направленная селекция позволила создать формы бактерий, способных разлагать подобные отходы. В другом случае в результате селекции были

созданы высокопродуктивные формы микроорганизмов, способные расти и производить усвояемые белки, питаясь низкомолекулярными углеводородами нефти. Это микроэволюционное достижение имеет важное значение для обеспечения развивающегося человечества пищевым белком.

В результате специально проведенных в России работ в области управляемой микроэволюции удалось в несколько раз повысить эффективность очистки сточных вод. На первых этапах этих работ был направлен увеличен спектр наследственной изменчивости организмов, входящих в так называемый активный ил, посредством воздействия мощными мутагенами. Затем вступил в действие отбор в условиях загрязненных сточных вод разных сочетаний микроорганизмов. Эти выжившие сообщества микроорганизмов активного ила оказались способными существовать при многократно более высоких концентрациях загрязнителей. Далее, среди этих выживших сообществ проводится искусственный отбор на большую скорость минерализации ими загрязнителей (И.А. Рапопорт).

В США в 90-е гг. удалось выделить методом селекции культуру бактерии *Pseudomonas ceracia*, которая способна размножаться и уничтожать на субстрате хлорированных углеводородов (к этим соединениям относятся ДДТ и его производные, а также такой гербицид, как 2, 4, 5-Д).

В настоящее время во многих странах мира для борьбы с нефтяными загрязнениями земли и моря часто используют специально отселектированные штаммы микроорганизмов, способных в сотни раз быстрее, чем это происходит в природе, разложить нефтяные углеводороды и тем самым ликвидировать такие загрязнения.

Широкий простор для использования эволюционных закономерностей в практике охраны природы предоставляет природоохранная биология: развитие концепции *минимальной жизнеспособной популяции* (М. Саули) важно для сохранения редких и исчезающих видов; ослабление действия изоляции как фактора микроэволюции в процессе постоянно происходящей сегментации местообитаний все большего числа видов живых организмов (важно для науч-

но обоснованного поддержания эффективной системы особо охраняемых природных территорий.

21.2. Эволюционное учение и практика сельского хозяйства

Часто *акклиматизация* животных и *интродукция* растений проводятся без достаточного учета возможных эволюционных последствий. Деятельность человека ведет к изменению животного и растительного мира целых континентов и географических районов. Кролики в Австралии, воробы в Северной Америке, элодея и ондатра в водоемах Евразии, не говоря уже о большом числе не так бросающихся в глаза неспециалистам форм, стали фоновыми, определяющими видами в течение всего лишь нескольких десятилетий. Сельскохозяйственное освоение больших территорий с широким распространением *монокультур* привело к уничтожению целых природных комплексов и массовым, невиданным размножениям многих видов «сорняков» и «вредителей». На наших глазах происходят уничтожение, дестабилизация и дезинтеграция многих биогеоценозов — естественной основы устойчивости биосферы.

Непредвиденные эволюционные последствия могут иметь и результаты использования новейших методов биотехнологии — генной и клеточной инженерии. Благодаря разработке методов гибридизации ДНК, клонирования и переноса генов, слияния ядер в протопластах и т. п. появились технические возможности создания живых организмов с самыми неожиданными признаками и свойствами. Исследователь не может при этом заранее сказать, какими свойствами будет обладать существо, «собранное», скажем, из ДНК гороха, свиньи и лягушки. Такое существо (предположим, что это микроорганизм) может выйти из лаборатории и, не пройдя эволюционной «притирки» в экосистемах, оказаться убийственным для естественных экосистем.

Результаты биотехнологических работ способны существенно повлиять на живую природу, и поэтому необходима разработка жестких норм и методов, которые гаранти-

ровали бы безопасность экосистем при подобной деятельности.

Трудно преувеличить значение эволюционного учения для практики. В основу научной селекции должен быть положен эволюционный подход, поскольку только он в состоянии служить основой крупномасштабного планирования направлений селекционной работы, в частности для повышения биологической продуктивности биосферы нашей планеты. Население Земли увеличивается примерно на 3% в год, а современные методы хозяйствования, включая селекцию новых, более продуктивных сортов и пород, явно отстают от демографического взрыва. Выход из этого положения заключается только в широком, эволюционно грамотном подходе к природе. Разумное изменение природы — *управляемая эволюция* — должно коснуться не только создания новых пород и сортов (на основе отдаленной гибридизации и полиплоидии) и введения в культуру новых групп микроорганизмов, растений и животных из огромного (пока) числа диких видов, но и перехода от монокультур в сельском хозяйстве к поликультурам. Все это будет означать теоретически наиболее дальновидную форму управляемой эволюции в области сельскохозяйственного производства, в которой должны быть интегрированы достижения таких отдельных этапов овладения эволюцией, как прогнозирование эволюции отдельных видов, управление равновесным состоянием сложных систем и др.

Серьезным направлением практически важных эволюционных работ ближайшего будущего представляется и перевод потенциально богатых рыбных, лесных, зверобойных, охотничьих и других промыслов на рельсы хозяйства путем изменения генотипического состава популяций в желаемом направлении (например, посредством воздействия на элементарные эволюционные факторы). Эти и другие мероприятия, осуществляемые в живой природе на широкой эволюционно-грамотной основе, способны заметно повысить биологическую продуктивность биосферы нашей планеты. Окультуривание растений и domestикация животных справедливо рассматриваются как часть *неолитической революции* (см.

21.4. Эволюционное учение и религия

Религия в любой форме (христианство, буддизм, ислам и любая другая из десятка «больших» религий и сотни малых) — *область веры*. Эволюционное учение — *область науки*. В проблеме соотношения веры и науки есть, по крайней мере, три аспекта.

Во-первых, можно просто изумляться разнообразию и совершенству адаптаций в живой природе и в восторге от этого славить мудрость Творца, не задавая никаких вопросов.

Во-вторых, можно, веря, что все мироздание создано высшей силой (творцом), считать, что, открывая закономерности эволюции, мы познаем лишь бесконечную глубину божественного помысла.

В-третьих, можно, шаг за шагом познавая природу, накапливая данные в области генетики, физиологии, биохимии, палеонтологии, геологии, астрономии, антропологии и десятках других наук оказывается возможным без привлечения божественных сил объяснить, *как* возникло это замечательное разнообразие живой природы, восстановить пути возникновения особенностей строения, физиологии или поведения. возникновения самых совершенных адаптаций живой природе.

Со сторонниками первого подхода спорить просто неинтересно: они *верят*, что целесообразность в природе от бога, и не утруждают себя вопросами. Впрочем, они часто пытаются представить дело таким образом, что у современной науки нет фактов и доказательств естественного происхождения живого. В последнем случае они просто игнорируют научный материал, либо выдают какие-то частные нерешенные вопросы за принципиальные непреодолимые трудности.

Важное отличие последовательно религиозного подхода к природе — его пассивность. Если мы хотим как-то повлиять на природу, сделать ее лучше, или, напротив, предупредить какие-то нежелательные изменения, мы волей-неволей приходим к необходимости понять, *как* возникло это разнообразие живой природы, как оно может развиваться дальше.

Религиозные сторонники второго подхода (среди них было немало крупных ученых, например, физиолог И.П. Павлов, ихтиолог и зоогеограф Л.С. Берг), не пытаясь совместить религию с эволюцией, верят в бога и исследуют эволюционный процесс.

В энциклике «Происхождение человека» (1950) римский папа Пий XII вынужден был провозгласить: «Учение церкви не запрещает эволюционному учению в соответствии с современным состоянием человеческой науки и теологии быть предметом исследований... специалистов до тех пор, пока они производят исследования о происхождении человеческого тела из уже существующей живой материи, несмотря на то, что католическая вера обязывает нас придерживаться взгляда, что души созданы непосредственно Богом»¹.

Эволюционное учение оказывается и действенным оружием в борьбе против социал-дарвинизма, пытавшегося объяснить социальные пороки современного общества лишь действием биологических сил, в первую очередь естественного отбора неприспособленных. Социал-дарвинизм логически переплетается с расизмом, антинаучная сущность которого ясна (см. 18.6).

Эволюция в целом выступает как результат *борьбы противоположностей*, разрешения противоречий между важностью сохранения уже существующего и необходимостью его изменения под влиянием новых условий. *Непрерывность движения и всеобщность связей и противоречий* характерны для эволюции живого. Закономерный процесс развития органического мира покоится на объективно случайных явлениях; спонтанно возникающие наследственные изменения вводятся в определенное русло естественным отбором. Изменчивость как неизбежный и закономерный процесс на молекулярно-генетическом уровне становится случайной на уровне индивидуальных вариаций и гибели особей в борьбе за существование и вновь переходит в закономерность в направлении всего процесса эволюции.

Глубоко диалектично в эволюционном учении понимание самого процесса развития как постоянной смены постепенных и

¹ Вессель Г. Вирусы — чудо противоречия. М., 1965. С. 79.

количественных изменений (например, на уровне вида), изменений резких и качественных (возникновение нового вида). Каждая вновь возникшая форма в эволюции — новый этап того или иного масштаба, скачок в эволюционном процессе. Теория эволюции с успехом объясняет неизбежность образования ступенчатого многообразия органических форм, иерархичности и дискретности системы живых организмов, непрерывности и прерывности всего процесса эволюции. Движущие силы эволюции содержатся внутри каждой из развивающихся

систем: для вида — внутри вида, для популяции — внутри популяции, для биогеоценоза — внутри биогеоценоза. Весь процесс эволюции как нельзя более убедительно иллюстрирует процесс *саморазвития*, идущий посредством постоянного возникновения и снятия противоречий, перерывов постепенности и развития с возвращением, казалось бы, к уже пройденному, но возвращением на ином уровне, на следующем витке спирали.

В наше время, время активного изменения биосферы Земли человеком, эволюционное учение приобретает характер одной из самых важных биологических дисциплин. Именно теория эволюции дает нам возможность понять оптимальную стратегию взаимоотношения человека и окружающей живой природы, позволяет ставить вопрос о разработке принципов управляемой эволюции (Н.И. Вавилов). Отдельные элементы такой управляемой эволюции уже сегодня просматриваются, например, в создании устойчивых и продуктивных агроценозов, в попытках не простого промыслового использования, а хозяйственного управления эволюцией отдельных видов животных и растений. Но для перехода к настоящей управляемой эволюции биосферы еще очень много предстоит выяснить. Для сознательного проведения интересных с теоретической и практической точек зрения исследований необходимо знание не только достижений современной теории эволюции, но и ее нерешенных проблем.

1. В чем суть концепции нейтрализма? Можно ли ее в целом противопоставить дарвинизму?
2. Можно ли противопоставить пунктуализм дарвинизму? Чем концепция прерывистого равновесия отличается от распространенных эволюционных взглядов?
3. Как увязывается концепция латерального переноса с дарвинизмом? Можно ли считать, что доказательство латерального переноса подрывает дарвинизм?
4. Каковы основные эволюционные последствия окультуривания растений и одомашнивания животных?
5. В чем эволюционная опасность создания необычных форм живого биотехнологическими методами?
6. Как вы представляете себе управляемую эволюцию в будущей биосфере, контролируемой человеком?
7. Как вы представляете себе пути решения проблемы постоянного роста численности человечества и ограниченной биологической производительности биосферы?

8. Обоснуйте положение: «эволюционное учение — теоретическая основа биологии».

9. Как шло внедрение эволюционного подхода в интересующую вас область биологии (биохимия, генетика, физиология и т. п.) и каковы перспективы в этом направлении?

10. Перечислите основные проблемы классического дарвинизма, все еще актуальные для биологии и нуждающиеся в разработке.

11. В чем причины современных дискуссий в эволюционном учении и каково их отношение к прежним дискуссиям?

12. Каково непреходящее методологическое и мировоззренческое значение учения Ч. Дарвина? Когда это было понято и первые его оценки?

Заключение

Интерес к теории эволюции, несмотря на бурное развитие все новых и новых областей биологического знания, не снижается, а постоянно растет. Обсуждение эволюционных проблем привлекает биологов всех направлений и специальностей, философов, социологов, психологов, математиков, физиков, химиков и экономистов. Это не случайно. Уровень разработанности теории эволюции имеет непосредственное значение для осмысливания и восприятия любых достижений современного естествознания, рационального использования живых природных ресурсов, формирования мировоззрения общества, понимания Человеком своего места в природе.

Понимание реальности эволюции утвердилось лишь после вскрытия Ч. Дарвином во второй половине XIX в. механизма эволюционного процесса, которым оказался естественный отбор. Эволюционный процесс в живой природе — объективная необходимость существования жизни на Земле, следствие организации жизни в известной нам форме.

Иногда говорят, что авторитет дарвинизма так велик, что закрывает путь иным теоретическим построениям в области эволюции. Такие отличные от дарвиновского объяснения механизма протекания эволюционного процесса постоянно возникают начиная с первого дня публикации «Происхождения видов...». Однако гипотезы и концепции живут в науке не по воле их создателей, а в силу объективных причин. Дарвинизм — единственная концепция, которая с

естественноисторической точки зрения удовлетворительно объясняет возникновение органической целесообразности, возникновение бесчисленных приспособлений (адаптаций) в окружающей нас живой природе. Эта приспособленность материалистически объясняется действием естественного отбора, основанного на подхватывании им отдельных наследственных уклонений, которые оказываются полезными в конкретных условиях.

По мере углубления нашего познания вскрываются все новые и новые факты, причем многие из них сначала кажутся противоречащими концепции естественного отбора. Так было при развитии генетики в начале XX в., так было в период бурного развития молекулярной биологии во второй половине XX в. Однако оказывалось, что дарвинизм — это не застывшая система догм, он живо откликается на каждое новое крупное открытие в любой области естествознания и все более укрепляется с каждым таким открытием. Так может происходить только в том случае, если эта эволюционная теория вскрывает фундаментальные закономерности строения и развития органической природы.

Сегодня эволюционная теория позволяет интегрировать достижения всех специальных биологических дисциплин (определяя в значительной степени направления каждой из них), завтра — станет основой оптимальной стратегии взаимоотношения развивающегося человечества и биосферы Земли.

Рекомендуемая литература

Общая

Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб., 1991. См. также: Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1987.

Георгиевский А.Б. Дарвинизм. М., 1985.

Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.

Кейлоу П. Принципы эволюции. М., 1986.

Северцов А.С. Основы теории эволюции. М., 1987.

Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. М., 1987.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977.

Тыщенко В.П. Введение в теорию эволюции. СПб., 1992.

Шмальгаузен И.И. Вопросы дарвинизма. М., 1990.

К части 1

Астауров Б.Л., Гайсинович А.Е., Нейфах А.А. и др. Биология вчера и сегодня. М., 1969.

Берман З.И., Завадский К.М., Зеликман А.Л. и др. История эволюционных учений в биологии. Л., 1966.

Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М., 1988.

Галл Я.М. Становление эволюционной теории Ч. Дарвина. СПб., 1993.

Георгиевский А.Б. Эволюция адаптаций. Историко-методологическое исследование. Л., 1989.

Георгиевский А.Б., Орлов С.А. Концепция божественного творения живого и современная идеологическая борьба. Л., 1988.

Дарвин Ч. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». М., 1983.

Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920 годы). Л., 1973.

История биологии. С древнейших времен до начала XX века/Под ред. С.Р. Микулинского. М., 1972.

История биологии. С начала XX века до наших дней/Под ред. Л.Я. Бляхера. М., 1975.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987.

Развитие эволюционной теории в СССР/Под ред. Ю.И. Полянского. Л., 1983.

Рубайлова Н.Г. Формирование и развитие теории естественного отбора. М., 1981.

Стоун И. Происхождение. М., 1983.

Филиппенко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М., 1977.

Четвериков С.С. Работы по общей биологии и генетике. Новосибирск, 1984.

К части 2

Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л., 1981.

Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979.

Вернадский В.И. Биосфера. М., 1967.

Вилли К., Детье В. Биология. Биологические процессы и законы. М., 1978.

Воронцов Н.Н., Сухорукова Л.Н. Эволюция органического мира. М., 1989.

Ивахненко М.Ф., Корабельников В.А. Живое прошлое Земли. М., 1987.

Иорданский Н.Н. Развитие жизни на Земле. М., 1981.

Колчинский Э.И. Эволюция биосферы. Историко-критические очерки исследований в СССР. Л., 1990.

Каролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. М., 1993. Т. 1—3.
 Леме Ж. Основы биогеографии. М., 1976.
 Медников Б.М. Аксиомы биологии. М., 1982.
 Медников Б.М. Дарвинизм в XX веке. М., 1975.
 Монин А.С. История Земли. Л., 1977.
 Николов Т. Долгий путь жизни. М., 1986.
 Ратнер В.А. Краткий очерк теории молекулярной эволюции. Новосибирск, 1992.
 Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М., 1974.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М., 1986.
 Татаринов Л.П. Палеонтология и эволюционное учение. М., 1985.
 Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970.
 Фокс Р. Энергия и эволюция жизни на Земле. М., 1992.
 Фолсом К. Происхождение жизни. Маленький теплый водоем. М., 1982.
 Шноль С.Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. М., 1979.

К части 3

Абылкасымова Т.А. Микроэволюция в условиях гор. Фрунзе, 1985.
 Айяла Ф. Введение в популяционную генетику. М., 1984.
 Айяла Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М., 1988.
 Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 1989.
 Беляев М.М. Окраска животных и естественный отбор. М., 1947.
 Галл Я.М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.
 Гершензон М.С. Мутации. Киев, 1991.
 Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.
 Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В. и др. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М., 1983.
 Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968.
 Котт Х. Приспособительная окраска животных. М., 1950.
 Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978.
 Лежачий Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, 1986.
 Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.
 Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974.
 Мина М.В. Микроэволюция рыб. М., 1986.
 Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981.

Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М., 1982.
 Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977.
 Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973.
 Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. М., 1974.
 Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
 Шенпарт Ф. Естественный отбор и наследственность. М., 1970.
 Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969.
 Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., 1968.
 Эволюция генома. М., 1986.
 Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966.
 Эрман Л., Парсон П. Генетика поведения и эволюция. М., 1984.
 Юсуфов А.Г., Магомедова А.К. Эволюционное учение и методика его преподавания. Махачкала, 1975.
 Яблоков А.В. Популяционная биология. М., 1987.

К части 4

Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Собр. соч. Т. V. М.—Л., 1953.
 Завадский К.М., Колчинский Э.И. Эволюция эволюции. Л., 1977.
 Иорданский Н.Н. Макроэволюция. Системная теория. М., 1994.

Иорданский Н.Н. Основы теории эволюции. М., 1979.
 Констебл Д. Неандертальцы. М., 1979.
 Мейен С.В. Палеонтология растений. М., 1987.
 Придо Т. Кроманьонский человек. М., 1978.

Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., 1993.

Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М., 1978.

Северцов А.С. Направленность эволюции. М., 1990.

Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967.

Северцов А.Н. Морфобиологическая теория эволюции и теория филэмбриогенеза. Собр. соч. Т. III. М.—Л., 1945.

Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М., 1973.

Симпсон Дж. Г. Великолепная изоляция. М., 1983.

Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.

Современные проблемы эволюционной морфологии. М., 1988.

Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.

Уайт Э., Браун Д.М. Первые люди. М., 1978.

Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985.

Фаули Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. М., 1990.

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982.

Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987.

К части 5

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л., 1977.

Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск, 1990.

Воронцов Н.Н. Теория эволюции: итоги, постулаты и проблемы. М., 1984.

Докинз Р. Эгоистичный ген. М., 1993.

Карпинская Р.С. Биология и мировоззрение. М., 1980.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985.

Колчинский Э.И. (Ред.). Эволюционная биология: история и теория. СПб., 1999.

Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев, 1982.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.

Мамзин А.С. Очерки по методологии эволюционной теории. Л., 1974.

Назаров В.И. Финализм в современном эволюционном учении. М., 1984.

Одум Ю. Основы экологии. Т. 1—2. М., 1986.

Рьюз М. Философия биологии. М., 1977.

Северцов А.С. Направленность эволюции. М., 1990.

Смирнов И.Н. Материалистическая диалектика и современная теория эволюции. М., 1978.

Сутт Т.Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллинн, 1977.

Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М., 1984.

Яблоков А.В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М., 1980.

Яблоков А.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы. М., 1985.

Некоторые сайты в Интернете, связанные с теорией эволюции

<http://www.atheism.ru/science/index>
<http://www.biengi.ac.ru/groups/math/edu.shtm>
http://www.glossary.ru/cgi-bin/gl_
<http://atheism.webs-ib.ru/articles/mlobanov02.htm>
<http://evolution.atheism.ru/library/contemporary.html>
<http://www.anriintern.com/ind.shtml>
<http://www.darwin.museum.ru/exp-os/etap3.htm>
<http://www.hi-edu.ru/x-books/xbook0-94/01/index.html>

<http://biospace.nw.ru/vernadsky/>
<http://ibss.febras.ru/evolut>
<http://www.history.hu.ru/educ/umim/programmarcheology/>
<http://www.rel.org.ru/konfer5.html>
<http://www.philosophy.ru/library/cremo/pre.html>
<http://www.creation.crimea.com/news8.htm>
<http://www.ufolog.nm.ru/homo2.htm>

Предметный указатель

- Автономизация онтогенеза 189, 190—192
Автополиплоидия 174
Авторегуляция 189, 190
Агамия 167—169, 271
Адаптация 140, 149—162, 257
— классификация 158—161
— механизм возникновения 157, 158
— масштаб 160—161
— определение 149, 158
— пассивные 149
— происхождение 158, 159
— сложные 154—156
— физиологические 156, 157
Адаптационез 83, 149, 214
Адаптивная зона см. Зона адаптивная 167, 258
— радиация 161, 200, 201, 215, 220
Адультизация 189
Аклимация 158
Аксиомы теоретической биологии 28
— Вейсмана 28
— Дарвина 28, 29
— Кольцова 28
— Тимофеева-Ресовского 28—30
Активация функций 221
Актуализм 6, 14
Акселерация 188, 193
Аллелопатия 160
Аллергия 251
Аллогенез 20, 200
Алломорфоз 201, 203
Аллопатрия 173
Аллополиплоидия 174, 175, 206, 269, 270
Альтруизм 244
Анаболия 192
Анагенез 176, 220
Аналогия 75, 76, 115, 199
Анималькулисты 12
Антидарвинизм 24, 161
Антропогенез 233—252
Ареал видовой 111, 125, 164, 228
— популяционный 97, 98
— разорванный 72, 124, 164, 166
— репродукционный 98
— трофический 105
Арогенез 20, 200, 203
Ароморфоз 200, 202, 228
Архаллакис 193
Атавизм 77, 159
Ахондроплазия 141
Биогеография динамическая 65—70, 73
— островная 70, 71
Биогеоценоз 35, 104, 132, 174, 180, 195, 233, 240, 256, 280—290, 296, 306
— дезинтеграция 256, 257, 279
— дестабилизация 256, 257, 279
— определение 35, 39
— саморегуляция 35, 36, 254
— эволюция 23, 55, 256
— устойчивость 253—256
Биомасса 255
Биоразнообразие 57, 253, 260
Биосинтез 30, 32
Биосфера 35, 36, 253, 259, 277, 279
Биотип 168
Биоценоз, определение 35
Борьба за существование 18, 130—132, 228
— определение 18, 131
— формы 131
«Бульон первичный» 38—41
«Бутылочное горлышко» 176, 244
Варфарин 102, 139
Взаимоприспособленность 90, 253, 255
Вид автохтонный 72
— биологическая концепция 163
— двойники 165, 174
— как система 35, 36, 163, 167
— — этап эволюции 35, 168, 169
— космополиты 166
— критерии 164—167
— линнеевский 19
— определение 164
— палеонтологический 168, 175, 205, 208
— партеногенетический 101, 167
— персистентный 209, 210
— полиплоидные 188
— политипические 173, 175, 176
— симпатрические 173
— содержание 271
— старение 211, 212
— структура 168, 169
— судьба эволюционная 104, 200, 211

- таксономический 11, 89, 163
- фабрикация 258
- целостность 186, 253
- эфемеры 253
- Видообразование 102, 170—177, 276
 - аллопатрическое 171—173
 - внезапное 206, 209
 - гибридогенное 174, 175
 - дивергентное 171, 175
 - определение 170
 - постепенное 209
 - симпатрическое 173—174
 - скорость 207
 - филетическое 175
- Волны жизни 100, 121, 122, 133, 140, 177, 250, 253
 - — давление 30, 122, 123
 - — классификация 121, 122
 - — масштабы 122, 123
 - значения 122, 123
 - численности 250
- Вымирание 77, 210—212
- Вырожденность генетического кода 42, 159, 264
- Гаметофит 49, 50
- Гаплоидность 49, 50
- Ген, взаимодействие 126, 133
 - возникновение 29, 31, 42
 - мобильные 23, 264, 265
 - регуляторные 23, 273
 - структурные 23, 273
- Генетический код 42
- Генеалогия 81
- Геногеография 73, 84
- Генокопия 139
- Генотип 111, 112, 132, 140, 141, 152
 - адаптивная ценность 140
- Генофонд 117, 128, 133, 162, 163, 211
- Гетеробатмия 27, 222
- Гетерогенность популяции 102, 112, 116, 130
- Гетероплоидия 107
- Гетерохронии 193
- Гетеротопии 193
- Гетерозиготизация 222
- Гибридизация молекулярная 87, 204
- Гидротермы 55
- Гиперморфоз 203
- Гиперпространство экологическое 103
- Гипоморфоз 203
- Гомеорез 190
- Гомеостаз онтогенеза 210
 - популяционный 113
- Гомодинамия 220
- Гомозиготизация 129, 176
- Гомология органов 74—76, 115, 199
 - ДНК 205
- Градуализм 273
- Границы популяционные 98
- Груз генетический 177, 250
 - мутационный 121
- Группа сцепления 118
- Давление жизни 33
 - факторов эволюции 34
- «Дарвин» 223
- Дарвинизм классический 20, 91, 95
 - кризис 20
 - критика 21
 - определение 4
 - постулаты 24
- Девиация 192
- Дегенерация 203
- Дегенерация морфофизиологическая 203
- Дезэмбрионизация 187
- Деизм 15
- Дем 104, 168, 169
- Дендрограмма 87, 88
- Дивергенция 72, 170, 197, 205, 215, 216
- Диморфизм половой 140, 145
- Диплоидия 49, 174, 175
- Дискретность живого 29, 30
- Дистанция генетическая 271
- Дифференцировка онтогенетическая 34, 51, 182, 183
 - филогенетическая 34
- ДНК 29, 31, 42, 85, 87, 104, 166, 204, 205
- Древо жизни 62, 63, 203
 - филогенетическое 6, 70, 204
- Дрейф генов 22, 117
- Дрейф молекулярный 22, 265
- Единица эволюции 22, 25, 97, 169, 177
- «Живые ископаемые» 210, 211
- Жизнеспособность 119, 120, 131, 148
- Жизнь; свойства 28, 30
 - единица 33
 - как система 35
 - круговорот 36, 37, 58
 - возникновение 38
- Закон биогенетический 194
 - жизни, основной 16
 - зародышевого сходства 78, 79, 94
 - Ламарка 13
 - прогресса 226
- Замещение функций 221
- Запреты эволюционные 266—269
- Зона адаптивная 182, 200—203, 214, 215
- Идиоадаптация 201
- Изменчивость адекватная 14, 21, 105
 - всеобщая 18, 22, 105—109

- генотипическая 106, 114, 128
- гомологическая 115, 116
- индивидуальная 104, 112
- клинальная 126, 265
- наследственная 104, 105, 130
- ненаследственная 105, 106
- «неопределенная» 21, 105
- паратипическая 105
- причины 114, 130
- резерв 106
- фенотипическая 105, 106, 133
- Изоляция биологическая 123, 128, 138, 140, 250
- биотопическая 125, 126
- генетическая 127, 128, 173
- гибридизацией 175, 176
- давление 129
- значение в эволюции 37, 128, 277
- классификация 123, 124
- морфобиологическая 137
- определение 123
- пространственная 75, 76, 123, 124, 138, 189
- расстоянием 126
- экологическая 125, 127
- эволюционная 127
- Иммиграция 176
- Иммобилизация функций 221
- Инбридинг 176
- Индивидум 33, 34
- Индукция соматическая 21
- Инженерия генетическая 279
- Интеграция биологическая 215
- Интенсификация функций 221
- Иrradiация 214

- Канализация онтогенеза 191
- Каннибализм 240, 244
- Катастрофизм 12
- Катастрофы природные 122, 256
- топологические 184
- Катоморфоз 203
- Кладогенез 176
- Климат экосистем 254—256
- Клон 168
- Коадаптация 160, 278
- Коацерват 39—41
- Код генетический 23, 34, 42, 264
- Колонизация 83
- Кольцо мимикрии 154
- Комбинаторика генетическая 118, 127
- Компенсация функций 222, 223
- Комплиментация 158
- Конвергенция 198, 199
- Конгруэнция 160
- Консорция 257
- Консументы 58, 61, 62, 255
- Концепция вида биологическая 163, 164
- Координация 185, 186
- биологические 185, 221
- динамические 185
- топографические 185
- Корреляции 13, 134, 184
- генные 184
- морфогенетические 184
- эргонетические 184
- «Кошмар Дженкина» 21, 25
- Козволюция 23, 254—256
- Креационизм 9—14, 24, 163
- Креод 191
- Криз эпигенетический 184
- Круговорот вещества 36, 56—57, 188, 254
- жизни 36, 254
- энергии 36, 254
- К-стратегия 83, 145

- Ламаркизм 24
- Ландшафт эпигенетический 191
- Лестница существ 9, 13
- Линия чистая 21, 112

- Макромутационизм 273
- Макроэволюция 6, 22, 91, 96, 196, 216, 273
- Маскировка 152
- Материал эволюционный 35, 38, 111
- Меланизм индустриальный 136, 137
- Метамерия 183
- Метаморфоз 180—183
- Метод индикаторов 84
- Методы изучения эволюции 59
- биогеографические 65—71, 94, 100
- биохимические 88, 94
- генетические 84
- иммунологические 87
- моделирования 89, 260
- молекулярно-биологические 85, 86, 272
- морфологические 74—78, 94
- палеонтологические 62—65, 92, 94
- паразитологические 90, 91
- популяционные 82, 83
- систематические 81—83
- тройного параллелизма 20, 91, 93
- экологические 83, 84
- экосистем 259, 260
- эмбриологические 78—80, 94
- эволюционные 92
- Миграция 164, 250
- Микросистематика 82, 83
- Микросферы 41
- Микрофилогенез 83
- Микроэволюция 6, 22, 91, 96, 97, 170, 171, 177, 197, 233, 259
- Мимикрия 152, 154
- Многочеточность 54, 55
- Мобильные элементы 265
- Моделирование эволюции 89, 90, 215, 216

- Модификация 142, 158
- Модусы макроэволюции 218—221
 - онтогенеза 212—214
- Монофилия 17, 269, 270
- Монофункциональность 160
- Моноцентризм 242, 243
- Мультифункциональность 20, 160, 241, 242
- Мутации 21, 22, 31, 106, 111, 115, 129
 - биохимические 264, 265
 - внеядерные 105, 116
 - вредные 118—120, 294
 - генные 100, 116
 - геномные 108, 119, 125
 - крупные 119, 273
 - летальные 118, 119
 - малые 118, 119
 - направленные 120, 121
 - нейтральные 264—266
 - обезвреживания 118
 - обратные 113
 - определение 106
 - рецессивные 109
 - системные 273
 - спектр 109
 - спонтанные 108, 116
 - судьба в онтогенезе 120, 184, 185
 - типы 106—108
 - точковые 120
 - хромосомные 106, 111
 - частота возникновения 108—110, 119, 120
 - шлейф 133
- Мутационный процесс 117—121, 141, 155
 - — давление 117, 122, 128
 - — значение в эволюции 121
 - — ненаправленность 120
 - — спонтанность 121
 - — статистичность 121
- Направленность эволюции 266—269
- Наследование приобретенного 21, 162
- Наследуемость 105, 106
- Нейтрализм 24, 264—266
- Необходимость 266
- Неоламаркизм 14, 24
- Неотения 188—189
- Неполнота палеонтологической летописи 65
- Ниша экологическая 97, 98, 103, 164, 167, 177
- Номенклатура биномиальная 11
- Номогенез 266
- Ноосфера 31
- Норма реакции 32, 105, 106, 112
- Обезвреживание мутаций 118
- Обратимость эволюции 212
- Овисты 12
- Окраска апосематическая 149, 152
 - защитная 149
 - покровительственная 149, 150
 - предостерегающая 151
 - расчленяющая 150, 151
- Олигомеризация 48, 219, 220
- Онтогенез, дезэмбрионизация 188
 - дифференцировка 180, 183
 - канализация 191
 - определение 38, 180
 - периоды 183, 187
 - продолжительность 182
 - целостность 183, 184
 - эволюция 189, 194
 - эмбрионизация 186, 188
- Органы аналогичные 76
 - атавистические 77
 - гомодинамные 220
 - гомологичные 74—75, 220
 - дистелогические 280
 - рудиментарные 76—78
- Ортогенез 266
- Ослабление функций 218
- Особь 33
 - определение 33—35
 - уникальность 34
- Отбор естественный 129
 - — агамных форм 146
 - — апостатический 144
 - — групповой 132, 146, 259
 - — давление 84, 141
 - — движущий 143, 144
 - — дестабилизирующий 145
 - — догенетический 134
 - — дизруптивный 144
 - — единица 133
 - — индивидуальный 132, 146
 - — К-форма 83, 145
 - — как сито 147
 - — канализирующий 143, 191
 - — консервативность 142, 143
 - — коэффициент 140, 141
 - — место обитания 145
 - — механизм 18, 19, 131—136
 - — направление 84
 - — нормализующий 143
 - — объект 132, 134
 - — определение 132
 - — половой 145, 146
 - — примеры действия 134—140
 - — скорость 140—141
 - — стабилизирующий 142, 143, 276
 - — сфера действия 133
 - — творческая роль 136—140, 147, 265
 - — точка приложения 133
 - — формы 142—145
 - — частотнозависимый 144
 - — экосистем 259
 - — эффективность 140—142
 - — r-форма 83, 145
 - — искусственный 16, 130, 147, 161, 162, 279

- — бессознательный 280
- — методический 16, 280
- предбиологический 35, 41, 43
- в популяциях человека 250, 251
- Относительность приспособлений 161
- Палеобиогеоценоз 259
- Пангенезиса гипотеза 21
- Пангея 60
- Панмиксия 111, 118
- Паразитизм 187
- Параллелизм 198, 199
- Парафилия 270
- Партеногенез 167, 270
- Пелосфера 30
- Пенетрантность 108, 121
- «Первичный бульон» 39, 40
- Перенос латеральный 23, 168, 274, 282
- Период отрицания 20
 - романтический 20
 - фенокритический 184
- План строения 204, 229, 230
- Плейотропия 112, 133
- Подвид 89, 177, 180, 181, 185, 188, 229
- Полимеризация 219
- Полимерия 112
- Полиморфизм адаптационный 113—115
 - биохимический 88, 89, 293
 - внутривидовой 287
 - внутрипопуляционный 113
 - гетерозиготный 113, 114, 144
 - определение 113
 - сбалансированный 114
 - транзитивный 114
 - фенологический 126, 139
- «Полинг» 209, 264
- Полипептиды 39
- Полипloidия 84, 85, 107, 206
- Полифения 133
- Полифилия 269—271
- Полицентризм 242
- Полов соотношение 101
- Полувид 176, 194, 266
- Популяция 34, 96—104, 110, 116, 167, 265
 - ареал 98
 - величина 98, 99
 - гетерогенность 102
 - границы 101, 105
 - динамика 98, 99
 - единство 103
 - как единица эволюции 97, 103—104, 131
 - — система 97
 - состав возрастной 100
 - — половой 101
 - структура 104
 - численность 98
- Последовательность ископаемых форм 63, 64

- Постадаптация 159
- Потенциал биотический 30
- Поток генов 169, 170
 - изменчивости 84
- Правило адаптивной радиации 214
 - гомологичных органов 115
 - интеграции 115
 - необратимости эволюции 212
 - прогрессирующей специализации 213
 - происхождения групп 213
 - специализации 214
 - чередования направлений эволюции 214
- Праматерия 8
- Преадаптация 134, 158, 159
- Преформизм 9, 12
- Преципитация 87
- Признаки дистелеологические 280
- Признаки-маркеры 101, 102
- Признаки организационные 273
- Принцип актуализма 6, 14
 - Вейсмана 21, 28
 - градации 13, 19
 - дискретности 28, 120
 - дополнительности 92
 - иерархичности 257
 - историзма 6
 - матричный 28, 29, 31
 - мультифункциональности 159
 - неопределенности 120
 - основателя 176, 177
 - плейотропии 112
 - полимерии 112
 - рекапитуляции 78
 - родства — сходства 74
 - физического развития 240
 - Харди 22, 123
- Принципы изменения органов 218—221
 - активации 221
 - гетеробатмии 221, 222
 - замещения 221, 222
 - иммобилизации 221
 - интенсификации 221
 - компенсации 221, 222
 - олигомеризации 219
 - ослабления функций 218, 219
 - полимеризации 219
 - разделения функций 220
 - симиляции 221
 - субституции 221, 223
 - смены функций 217, 220
 - увеличения функций 200
 - уменьшения числа функций 220
 - усиления функций 218, 219
 - фиксации фаз 220
- Приспособленность 140, 157, 158
- Причина конечная 12
- Прогресс биологический 228
 - биотехнический 230, 231
 - групповой 229, 230

— классификация 226
— критерии 226
— морфофизиологический 226, 229, 230
— неограниченный 226, 227, 228
— определения 226
— эволюционный 226—232
— экологический 228
Прогрессия размножения 18, 30, 130
Продуценты 36, 37, 56, 57
Протобионты 39, 40
Пунктуализм 274, 275

Равновесие прерывистое 274
Радикация адаптивная 161
Радиус индивидуальной активности 99, 126
— — репродуктивной 99, 126
Развитие авторегуляторное 189
— прямое 180
Размножение дифференцированное 132, 133
Разнополовость 118
Раса 81, 169, 247—249
Расизм 252
Распространение прерывистое 71, 72
Расы биологические 165, 169, 247—249
— географические 169
— сезонные 169
— физиологические 164
— человека 247—251
— экологические 164
Рацемация 42
Революция неолитическая 245, 279
— научно-техническая 245
— скелетная 56
Редукция органов 78, 223
Редупликация конвариантная 29—31
Редуценты 36, 37, 56, 57
Регресс 203
Резистентность, возникновение 250, 251
Рекапитуляция 78, 79, 194—195
Реконструкция процессуальная 260
Реликты 72, 73, 210—211
Ретардация 193
Речь 238, 244
РНК 32, 39, 85—87, 104
Роды брадителические 230, 231
— горотителические 230, 231
— тахителические 230, 231
Родство серологическое 87
— сетчатое 269, 270
Рудимент 76, 77, 94
Ряд палеонтологический 62, 63
— сравнительно-анатомический 78
— сукцессионный 254
— филогенетический 59, 63, 204, 205
r-стратегия 83

Саблезубость 199, 200
Сальтационизм 24, 273—276
Самовоспроизведение 4, 29, 30, 39, 93

Самозарождение 37
Самопознание 245
Симбиогенез 44, 270
Симпатрия 173
Сингамеоны 176
Синтезогенез 176
Скорость эволюции 68, 69, 87, 205—210,
223—225, 261, 264, 275
Смена поколений 182
— функций 220
Соотбор 133, 265
Социал-дарвинизм 251—252, 281
Социальность 55, 228, 232, 233, 245
Спейсер 265
Специализация 55, 59, 201, 203, 228
— определение 223
Спорофит 46
Среда биогеоценологическая 35, 159
— генотипическая 116, 159
— популяционно-видовая 160
Стазис 274
Стазигенез 175, 176
Структура популяции 106, 108, 109
Субституция 246, 248
Сукцессия 254, 255, 281, 282, 284
— вековая 256, 257
— экологическая 251—255
Судьба эволюционная 103
«Сумма жизни» 58, 188
Сходство аналогичное 76
— гомологичное 74
— зародышевое 78, 79, 194
Сцепление генов 21

Телеология 161
Теломорфоз 203
Темпы эволюции групп 68, 205—210
— — органов 223—225
Теология 162
Теория катастроф 12
— синтетическая 21—23
— хромосомная 21
Тихогенез 266
Траектория эпигенетическая 191
Трансдукция 23
Трансформизм 11—13, 163

Угроза эволюционная 278
Универсальность биохимическая 59, 142
Уникальность живого 31, 34
— индивидуума 33
Уровень организации живого 31—36, 93, 253
— — биогеоценологический 31, 35, 37, 252
— — биосферный 31
— — видовой 35
— — клеточный 33
— — молекулярно-генетический 31, 37, 264,
265
— — онтогенетический 33, 35, 180

- — органный 31
- — популяционно-видовой 34
- — экосистемный 253, 254
- Фен** 102
- Фенокопия** 139
- Феногеография** 79, 91
- Фенотип** 106, 113, 133
- Фетализация** 189
- Филогенез** 51, 66, 71, 196—216, 235
- Филогенетика** 196
- Филоценогенез** 256—257
- Филум** 204, 205
- Филэмбриогенез** 192, 194
- Фитоценоз** 35, 255, 257
- Формация** 257
- Формообразование** 205—209
- Формы агамные** 167, 168, 271
 - видового ранга 171
 - господствующие 227
 - движения материи 228
 - жизненные 180, 181
 - островные 70—73
 - переходные 20, 62—64, 81, 82
 - персистентные 210, 211
 - популяционного ранга 104
 - продвинутые 248
 - фундаментальность эволюционная 232

Хиральность 42

Целесообразность биологическая 161, 162

- изначальная 12, 14
- относительная 161—163

Центры происхождения 74

- разнообразия 74

Цепи координационные 222

- пищевые 254, 255
- форм 272

Частота гена 22, 112, 113, 141

- генотипа 113
- фенотипа 113

Часы молекулярные 87, 264

Численность избыточная 8, 131, 228

- динамика 98, 99, 131—133
- минимальная 99
- популяции 98, 99

Чистые линии 112

Чреда поколений 205, 217

Шкала геохронологическая 57

Шлейф генов 133, 265

Эволюция биогеоценозов 23, 196

- биосферы 23, 58
- генов 43, 85
- добиологическая 38—48
- доказательства 59—90
- запреты 266—268
- культурная 246, 247
- моделирование 89, 90, 215, 216
- модусы 218—221
- мозаичная 222
- молекулярная 85, 264, 265
- направления 199—203
- недарвиновская 264, 266
 - нейтральная 24, 264—267
 - ограничения 266, 267
- онтогенеза 180
- определение 4
- органов 217—223
- правила 212—215
- сетчатая 269, 270
- скорость 205—211, 235, 246, 264
- управляемая 279, 280
- факторы 37, 116—129, 272
- филетическая 196
- химическая 38—40
- цель изучения 92, 93
- эволюционных механизмов 215, 216
- экосистем 23, 64, 253

Экология 5, 89, 142

Экосистема 23, 35, 56, 58, 64

- определение 35
- изменения 254, 255, 260
- структура 253—255
- целостность 253, 258

Эксперимент природный 260

Экспрессивность 108, 109

Элиминация 131, 140

Эмбриогенез 180, 183

Эмбрионизация онтогенеза 186—189

«Энергия жизни» 30, 31

Эпигенез 12

Эпигенетический криз 184

Эпистаз 153

Этология 90, 92

Эффект гомозиготизации 129, 176

- комбинирования 118

Явление элементарное эволюционное 116, 117

- — адаптационное 157

Ядохимикаты 277, 278

Указатель названий организмов

- Абрикос 269
Австралопитек 54, 224, 235, 236, 238, 239
— афарский 236
— прометеев 235
Агава 220
Агути 69
Аист белый 98
Акарины
Акация 75, 76, 83
Акритархи
Аксолотль 188, 190
Акуловые 187, 192, 198, 267, 268
Алыча 269, 274
Амариллисовые 69
Амеба 56, 228
Аммониты 54, 276
Амфибии 71, 72, 78, 80, 88, 151, 165, 180, 183,
187, 188, 189, 194, 204, 219, 230, 269, 271
Аннелиды 174
Антилопа 146
Апогоготоновые 69
Архантроп 236, 237, 238, 239, 240, 245
Архебактерии
Архегониальные 46, 229
Археозавры 66
Археоптерикс 62, 63
Археоциаты 50
Аскомицеты 270
Атлантроп 239
- Бабочки**
— белянка
— березовая пяденица 137
— брюквенница
— геликониды
— крапивница 135
— монарх 83
Базидиомицеты 270
Бактерии 32, 36, 57, 59, 87, 118, 168, 271, 278
— анаэробные
— аэробные 271
— грамположительные
— зеленые
— метанообразующие
— пурпурные
— симбионты
— Фишера 30
Банановые 69
Бананоед 69
Барбарис 75, 76
Барсук 148
Бацилла туберкулезная 229
Безвременник 189
Белемниты 54
Беличьи 229
Белка обыкновенная 71, 100
Белуха 101
Беннетиты 47, 48
Береза 49, 69, 166
Беспозвоочные 52, 57, 59, 99, 164, 174, 219
Бесчелюстные 50, 57
Бизон 224
Бобовые 131
Бобр 69
Богомол 135
Божья коровка 110, 111, 114, 137
Бокоплав 197
Бонеллия
Борщевик 149
Боярышник 75, 76, 149
Бражник 152
Бромелиевые 59, 69
Броненосец 59, 68, 69, 74
Бронтозавр 53
Брюква 176
Буйвол 8, 237
Бук 49, 69
Бурундук 68
Бычок 183
- Вампир** 69
Варакушка 207
Венерин башмачок
Вересковые 69
Вероника 185, 186
Веслонос 72
Вечерница рыжая 74
Вибрион холерный
Виверровые
Виноград 8, 49, 182

Вирусы 23, 87, 168, 275
Водоросли 30, 34, 46, 49, 57, 131, 270
— бурые 46
— диатомовые
— зеленые 46, 48, 57
— золотистые
— красные
— синезеленые см. Цианеи 96
Волк 100, 131, 198, 219, 278
— тасманийский 198
Вольвокс 78, 181
Воробей 30, 142, 166, 279
Ворона 128
Вьюн 124
Вьюрки 71, 258
— дарвиновские 72—77
Выпь 151
Выухоль 202

Гага 150
Гагары 69
Газофилы
Гарпия 10
Гаттерия 52, 69, 72, 73, 164, 210, 278
Гвоздичные 49
Гейдельбергский человек 239
Гиббон 69, 183, 233, 235, 261, 262
Гидра 10, 34, 79, 181
Гиеновые
Гинкго 72, 73
Гинкговые 47, 48
Гираулус 65
Глоссоптериды
Гоацины 59, 69
Голосеменные 47, 49, 50, 57
Голубь 86, 130, 183, 184, 207
Горечавковые 69
Горилла 74, 233, 235, 266
Горихвостка 127
Горностай 100, 150
Горох 8, 75
Граус 70, 172
Гремандровые 69
Гриб белый 182
Грибы 34, 56, 131, 132, 147, 182, 256, 270
Грызуны 69, 165, 198, 237, 269, 271
Губки 52, 187
Гудениевые 69

Даманы 71
Двукрылоплодные 69
Дельфины 76, 166, 198, 226, 232
Дикобраз 67, 69, 149
Динозавр 53, 54
Динго 69
Диплококкус 108
Долгоног каффрский 199
Долгопят 69, 199

Дриопитек
Дроздофила 21, 85, 89, 107, 108, 110, 114, 117,
119, 120, 133, 134, 144—146, 156—158, 165,
207
Дрожжи 86
Дуб 49, 99, 101, 182, 257
Дубровник 149, 257
Дятел 258

Еж 149, 163, 182, 202
— морской 182
Ежевика 76
Енотовые 216
Ехидна 78

Жаба 152, 183, 190
— парадоксальная 67
— пустынная 67
— суринамская 67
Жаворонок 207
Жирафа 157
Жуки 149, 187
— майский 119

Зайцеобразные 198, 269
Заразиха 228
Заяц 100, 131, 150
Зебра 150
Землеройка 100, 101, 202
— выдровая 202
— обыкновенная 100
Земляника 84
Земноводные см. Амфибии
Зинджантроп 236
Злаки 131
Златокрот 202
Змея 82, 86, 87, 143, 151
Зубр 208, 224
Зяблик 126

Иван-чай 122
Ивовые 69
Иглокожие 52, 56, 57, 174
Игуана 66
Инфузории 56
Ирис
Ирисовые 69
Истоковые 69
Ихтиозавр 53, 198
Ихтиостега 62, 63

Казуар 59, 69
Казуариновые 69
Кайман 69
Кактус 149, 220
Кактусовые 59, 69
Кальмар 156
Камбала 150

Каламит 46, 47
 Калянус 80
 Камнеломковые 69
 Канновые 59, 69
 Капуста 206, 274
 Кардинал
 Карп 266
 Картофель 174, 206
 Кашалот
 Каштан 49
 Кенгуру 86, 199
 Кентавр
 Киви 77
 Кизильник
 Кипарис 182
 Кит серый 99
 Китоглавы 69
 Киты зубатые 193, 228, 232
 Китообразные 54, 76, 77, 185, 198, 199, 219, 268
 Кишечная палочка 87, 108
 Кишечнополостные 52, 56, 187
 Клавария 182
 Клевер 206
 Клен 254
 Клоачные 68
 Кокциды
 Колюшковые 69
 Колибри 69
 Коллемболы 36
 Колокольчик 226
 Комар 100, 165
 Кондиляртры 260, 288
 Копытные 54, 199, 228
 Кораллы 49—58, 208
 Кордаит 46—48
 Коровяки 70
 Короед 122
 Косатка 166
 Костер 269
 Кошачьи 199
 Кошка 8, 200, 274
 Краб 80
 Крапива 149
 Крестоцветные 69
 Крокодил 54, 66, 87, 219
 Кролик 69, 99, 177, 198, 207, 279
 Кроманьонцы 238—240, 243, 245
 Крот 69, 74, 198, 202
 Круглоротые 189
 Крупный рогатый скот 8
 Крыса 79, 87, 110, 138, 223, 266, 277
 — серая 102
 — тушканчикообразная 69
 — цепкохвостая 69
 Ксиридовые 69
 Кувшинка 75
 Кукушка 127
 Куница 68
 Куны 214
 Курица 86, 106
 Куропатка 70, 150, 165, 172
 Куры сорные 69
 Кутора 202
 Лавровые 49, 69
 Лама 266
 Ландыш 71
 Ланцетник 81
 Ласка 213
 Ластогии см. Тюлени 54, 87, 189, 219, 269
 Латимерия 72, 73, 210
 Лемур 69, 87
 Лен 8, 139
 Ленивец 59, 68, 69
 Ленок 90
 Лентец 182
 Лепидодендрон 46, 47
 Летяга 68
 Ликенопс
 Лингула 210
 Липа 182
 Лисица 100, 163
 — летучая 217
 Лиственница 166
 Литоптерн 199, 260
 Лишайники 131, 270
 Лососевые 69, 126, 277
 Лосось 87
 Лось 68
 Лошадиные 64
 Лошадь 8, 63, 78, 86, 196, 266
 — Пржевальского 74
 Лютик 105
 Лютиковые 69, 222
 Люцерна 84, 206
 Лягушка 151, 184, 270
 — зеленая 30
 — шпорцевая 66
 Львиный зев
 Льянка 185, 186
 Магнолиевые 222
 Магнолиофиты
 Магнолия 226
 Мак 30
 Макака 87
 Малина 176
 Мамонт 224
 Мамонтово дерево 182
 Маревые 69
 Маркгравиевые 69
 Махайрод 200
 Махаон 278
 Мегантроп 236
 Медведь 198
 — белый 68
 Медвежья 214
 Метаногены 45

Мечехвост 81, 210
 Миациды 214
 Микоплазмы
 Миксины 52, 187
 Микроорганизмы 11, 34, 148, 164
 Миноги 52, 126
 Миогиппус 196
 Млекопитающие 57, 62, 63, 66, 68, 69, 74, 75, 78, 193, 219, 220, 222, 230, 233, 260, 268, 269, 274
 — клоачные 68
 — насекомоядные
 — неполнозубые 68, 260
 — однопроходные 59, 68, 78
 — плацентарные 54, 78, 187, 233
 — сумчатые 68, 78, 187, 260, 274
 — хищные 63, 260
 — яйцекладущие 69, 187
 Многоклеточные 39
 Многоножки
 Моллюски 52, 65, 66, 149, 156, 175, 208, 210
 — верхнеплюмоновые
 — головоногие 50, 76, 187, 226
 — наземные 99
 — пластинчатожаберные 220
 Морж 219, 274
 Морская звезда 210
 Муравьед 68, 151
 Муравьи 83, 182, 187, 228
 Муха 100, 114
 — домовая 166, 228, 274
 — львинка 153
 — мясная 86, 92
 — сирфида 153
 Мухоловка австралийская 172
 — венерина 155
 Мхи 48, 49
 Мышь 9, 69, 266, 274
 — бобровая 69
 — домовая 110, 207
 — летучая 217
 Мшанки 33
 Мятлик 269

 Наездник 109
 Насекомоядные 54, 155, 201
 Насекомые 49, 52—54, 138, 142, 151, 153, 154, 204, 223, 271, 280
 Настурциевые 69
 Наутилус 79, 80
 Неандертальцы 238—241, 243—245
 Нейроспора 86, 108
 Нематоды 36
 Неоантропы 238, 240, 243, 248
 Неопилина 210
 Непентос 75
 Непентосовые 69
 Неполнозубые 69, 260

Нерпа 207
 Нимфейные 22
 Норка 68
 — американская 121
 Носач 145
 Носорог 63, 69, 78, 237
 Нотоунгуляты 260
 Нутрия 69

Обезьяны см. Приматы 67, 69, 71, 86, 226, 233, 236, 238
 Оболочники 81
 Овес 84
 Овца 8, 266
 Одноклеточные 39, 181, 182
 Одуванчик 30, 135
 Олигохета 156
 Олень 69, 237
 — благородный 207
 — северный 99
 Омела 228
 Ондатра 99, 279
 Онихифора 156
 Опенок 182
 Опоссум 69, 73, 210
 Орангутан 233, 235
 Орех 49, 182
 Ореховые 69
 Орхидеи 99
 Оса 111, 153
 Осел 8, 86, 266
 Осьминог 156
 Осетр 30
 Осетровые 69, 72, 277

Павиан 235
 Палеоантропы 238, 240, 244
 Панданусовые 69
 Папоротники 47, 49, 195
 Папоротникообразные 46, 48, 49
 Парагиппус 196
 Парамеция 131
 Парнокопытные 199, 260
 Паук-пикногон 210
 Паукообразные 52
 Пеликозавр 52
 Пенициллум 182
 Первоцветные 69
 Перипатус 81
 Песец 99, 150
 Петух морской 192
 Печеночник 48
 Пикульник 110
 Пингвин 86
 Питекантроп 239
 Питон 77
 Пищуха 68, 198
 Пивавка 187

- Планария 156
 Плауновидные 47, 48
 Плауны 47, 57
 Плацентарные 54, 78, 187
 Плезиозавр 53
 Плеченогие 52
 Плиогиппус 64, 196
 Повилика 288
 Погремок 126, 139, 174, 228
 Позвоночные 50, 52, 55, 63, 74, 76, 79, 110, 180, 198, 204, 205, 211, 218, 219, 227, 228, 230
 Покрытосеменные 47, 49, 57, 188
 Полевка 70, 75, 110, 136, 178, 196
 — водяная 98
 — рыжая 99
 Полип 33
 — гидроидный 268
 Полихеты 187, 220
 Польша 269
 Пресмыкающиеся см. Рептилии 51
 Приапулиды 56
 Приматы 6, 54, 55, 145, 233, 235
 — человекообразные 87, 115, 233, 235, 236
 — широконосые 69
 — узконосые 233
 Примула 113
 Прогимноспермы 47
 Прокариоты 44, 57
 Простейшие
 Протей 71
 Протейные 69
 Проклорофиты
 Прыгунчик 69, 199, 202
 Псилофиты 46
 Птеридодермы 47, 48
 Птерозавр 53
 Птицемлечник 189
 Птица-секретарь 69
 Птицы 14, 53, 54, 69, 70, 78, 87, 90, 122, 143, 144, 149, 150, 151, 153, 187, 202, 204, 230, 258, 271, 275
 — воробьиные 71
 — насекомоядные 136
 — нелетающие 77
 — райские 69
 Пшеница 8, 85, 115, 182
 Пчела 152, 182, 228
 Пырей 84
 Пяденица 136, 137

 Радиолария 66
 Раки десятиногие 220
 — речные 221
 — усоногие 17, 80, 228
 Ракообразные 52, 79, 80, 149, 187
 Ракосcorpion 50
 Рамалитек 234, 235, 244

 Растения анемофильные 154
 — водные
 — высшие 57, 204
 — голосеменные 46, 47, 49, 50, 57, 213, 270
 — двудольные 48
 — культурные 17
 — кустарниковые 49
 — лазающие 17, 155
 — насекомоядные 18, 153—155
 — оболочкосеменные 48
 — однодольные 48
 — однолетние 56
 — паразитические 228
 — покрытосеменные 47—50, 57, 270
 — праголосеменные 48
 — сосудистые 56
 — споровые 47
 — хвойные 48
 — цветковые 22, 48, 49, 57, 87, 194, 228
 — членистостебельные 51
 — энтомофильные 48, 52, 57, 154
 Раффлезиевые 69, 228
 Редька 206
 Редько-капуста 206, 274
 Резушка 182
 Рептилии 52—54, 62, 75, 78, 88, 149, 164, 190, 203, 204, 214, 230, 231, 256, 270, 271, 275
 Рестиниевые 69
 Ринниеые 48
 Риниофиты 44
 Роза 84
 Россаха 68
 Росьянка 154, 155
 Рукокрылые
 Рутовые 69
 Рыбы 57, 63, 74, 78, 79, 151, 192, 193, 204, 230, 271, 273, 274
 — двоякодышащие 51
 — кистеперые 52, 72
 — колюшковые 69
 — костистые 52, 53, 75, 187
 — лососевые 69
 — лучеперые 52
 — осетровые 72
 — панцирные 52
 — проходные
 — слепые 71
 — сомовые 66
 — хараценовидные 66
 — хрящевые 189
 — чистиковые 69
 — щуковые 69
 Рыжик 139
 Рысь 100
 Рябина 176
 Рябинокизильник 176

 Саговниковые 48
 Саджа 99

Саккулина 79, 80
Саламандра 72, 73, 79, 221
— гигантская 72, 73
Сальмонелла 108
Сальпы 187
Сапиндовые 69
Свекла 84
Светляки 127, 165
Свинка морская
Свинья 8, 86, 266, 274
Селагинелла 47
Сельдь 30, 88, 99
Септобазидиум 34
Сивуч 74
Сиг 69, 70
Сигиллярия 46, 47
Синантроп 239
Синица 136
Сирен большой 188
Сиреновые 54
Сифонофора 33
Скерда 207
Скорпион 52, 187
Скрытожаберник 73
Славка 136
Слива 175, 274
Слон 30, 63, 69, 175, 224, 237
— африканский 183, 224
— индийский 224
Собака 8, 86, 274
— динго 69
Собачка морская 154
Собаčky 214
Соболь 124, 125
Сова 135, 269
Сокол 269
Соловей 126
Сом 182
Сомовые 66
Сорока голубая 124
Сосна 94, 257
Спартина 176
Спирохеты 44, 45
Стегозавр 53
Стегоцефал 51, 52, 63
Стланник кедровый 166
Страус 69, 77, 237
— нанду 69
Стрекоза 51, 83, 98, 135
Стрелолист 105
Сульфолобус 45
Сумчатые 68, 69
Сурок 68
Суслик 68

Табак 174, 269
Тамарин 145
Тапир 78
Таракан 52

Телантроп 239
Терапсиды 62, 63
Термиты 228
Термоацидофилы 45
Термоплазма 45
Терн 176
Тетеревиные 69
Тигр 99, 150
— саблезубый 200
Тимерофитовые 48
Тимофеевка 206
Тинаму 69
Толстянковые 220
Топинамбур 221
Тополь 34, 166
Традесканция 109
Треска 30
Трилобит 50, 56, 81
Тритон 184
Трихомы 67
Троглобионты 156
Тростник сахарный 84
Трутовик 182
Трясогузка 135
Тунец 86
Тупайя 69
Турбеллярия 220
Турман 184
Тушканчик 69, 199
Туя 268
Тюлени 219
— гренландский 84, 219
— настоящий 269
— обыкновенный 207, 219
— ушастый 269

Уж 136—138
Улитка блюдечко 70
— виноградная 99
— земляная 75, 99, 143, 144
Утка 86
Утконос 78

Фиалка 110
Фаги 31
Фенакодус 196
Фикус 49
Филин 183
Финвал 74
Фораминиферы 66

Хамелеон 150, 160
Харацтиновые
Хвощ
Хелицерные 52
Хитон
Хлопчатник 84
Хомяк 113
Хомячки золотистые 177

— мышевидные 110

Хордовые см. Позвоночные 233

Хризантема 84, 85, 174

Хрущак мучной 131

Ценолесты 69

Цератод 210

Цесарка 69

Цефалотовые 69

Цианеи 44, 59, 118, 182, 278

Цикадовые 199

Циклановые 69

Циветты 214

Чайка 171—172

Чекан луговой 127

Чекановские 48

Человек 8, 9, 11, 54, 55, 77, 86, 101, 222, 245, 250, 266, 267, 274

— разумный 241—248, 250, 276

— умелый 236, 238

Червец 8

Черви плоские

— кольчатые 81, 156, 190

Червь бонелия 101

— дождевой 18, 187

Черепашка 16, 52, 79, 86, 87, 94, 149, 182, 183

— слоновая 16

Черт морской 10

Чесночница 67, 190

Чешуйчатник 69

Чешуекрылые см. Бабочки

Чибиб 150

Чирки 126

Чистиковые 69

Членистоногие 22, 50, 52, 55, 56, 57, 81, 156, 174, 219—228, 230

Шалфей 149

Шелкопряд 8, 110, 122, 206

Шерстокрыл 69

Шимпанзе 223, 233, 235, 245

Шиншилловые 69

Шиповник 94, 149

Шмель 142, 153

Щавель 84

Щитковые 52

Эвглена 81

Эвкалипт 49

Элодея 121

Эму 69

Энхитреиды

Эгиптус 63, 64, 196

Эшерихия коли

Эубактерии 43, 44, 86

Эукариоты 43, 44, 57

Яблоня 182

Ясенец 228

Ячмень 8, 115, 121

— клинэлимус 269

Ящерица 16, 66, 190

— агамовая 150

— прыткая 98

— скальная 270

Ящеры 53, 54, 69, 98

Именной указатель

- Абель О. 81
Аверроэс 10
Авиценна 10
Агассиц Л. 20
Адель О. 222
Аза Грей 19
Айяла Ф. 86, 203
Аллисон А. 137
Алтухов Ю.П. 266
Альберт Большедтский 9
Аристотель 9, 11, 161
Артемьев Г.В. 3
Аррениус С. 43
Астауров Б.Л. 206
- Баранов А.С. 168
Бауэр Э. 123
Бейкер С. 24
Бейтс Г. 153
Беклемишев В.Н. 23, 80, 156, 219
Бекетов А.Н. 15, 130
Белозерский А.Н. 23, 90
Беляев Д.К. 3, 50, 51, 53, 78, 145
Беляев М.М. 135
Берг Л.С. 266, 281
Бернал Дж. 41
Бир Г. де 188, 222
Благовещенский А.В. 23
Бобринский Н.А. 23, 69
Боннэ Ш. 4, 12, 162
Бор Н. 92
Борисяк А.А. 23
Боркин Л.И. 3
Бурбоны 21
Быстров А.П. 251
Бюффон Ж. 11, 12, 130, 163
Бэкон Р. 10
Бэкон Ф. 11
Бэр К.М. 20, 78, 194
Бэтсон В. 273
- Вавилов Н.И. 22, 24, 115, 125, 163, 263, 267, 282
Вайнберг В. 113, 153
Васильев Б.В. 270
Везалий А. 11
Вейс А.Ф. 67
Вейсман А. 21, 24, 30
- Венсен де Бове 9
Вернадский В.И. 23, 30, 32, 36, 43, 59, 276
Вессель Г. 281
Вильсон Е.О. 71, 259, 260
Витковский З. 255
Вольпе Е. 16, 40, 146
Вольтер В. 162
Вольф К.Ф. 12
Воронцов Н.Н. 3, 19, 43, 81, 164, 176, 203, 213, 222, 242, 244, 247, 266, 274, 285
Востриков Л.А. 3
Вууз К. 86
- Гален 9
Галл Я.М. 3
Гарвей У. 11, 162
Гарстанг Р. 188
Гаузе Г.Ф. 22, 131, 132
Гегенбаур К. 19
Гейне Г. 162
Геккель Э. 19, 20, 33, 78, 79, 81, 91, 97, 193, 194, 204, 214, 215
Гексли Т. 19
Гептнер В.Г. 23, 229
Гераклит Эфесский 8
Гершензон С.М. 3, 84, 89, 103, 109, 148, 158, 173
Гете И.В. 229
Гиляров М.С. 22, 210, 214, 232
Глазко В.И. 271
Гольдманский В.И. 42
Гольдшмидт Р. 184, 273, 274
Гоулд С. 274
Грааф Р. де 12
Грант В. 22, 88, 175, 176, 203, 253, 276
Грюнерт Г. 243
Гудмен М. 233
Гук Р. 11
Гукер Дж. 19
- Дарвин Ч. 4, 7, 12—23, 26—30, 36, 65, 70, 78, 87, 91, 96, 101, 104, 105, 112, 119, 120, 130, 132, 136—144, 147, 148, 155, 157, 158, 163, 169, 170, 172, 179, 184, 194, 196, 197, 203, 214, 218, 219, 226, 233, 237, 239, 251, 255, 258, 259, 263, 264, 266, 269, 271, 273, 275, 278, 280, 284, 285, 286

- Дарвин Э. 12
 Даудесвелл В. 76
 Депере Ш. 211, 213
 Дженкин Ф. 20, 21
 Дидро Д. 11
 Добржанский Ф.Г. 22, 85, 96, 107, 170, 187, 203, 266
 Догель В.А. 22, 220
 Д'Орбиньи А. 12
 Докучаев В.В. 30
 Долло Л. 212
 Друммонд Д. 102
 Дубинин Н.П. 22, 109, 141
 Жерихин В.В. 258
 Завадский К.М. 3, 22, 176, 177, 195, 229, 251
 Заварзин А.А. 23
 Заварзин Г.А. 3, 43, 55
 Захваткин А.А. 186
 Зенкевич Л.А. 56
 Зюсс Э. 273
 Ибн-Рощд 10
 Ибн-Сина 10
 Иванов А.В. 22
 Ивантер Э.В. 3
 Ивахненко М.Ф. 65
 Иоганнсен В. 21, 112
 Иорданский Н.Н. 75
 Исаев А.С. 122
 Кайданов Л.З. 134
 Каландадзе Н.Н. 258
 Кальвин М. 40
 Кант И. 12
 Карпеченко Г.Д. 206
 Кейн А. 214
 Келликер А. 20, 273
 Кетлуэлл В. 22, 136
 Кимура М. 209, 264, 266
 Кинг Д. 264
 Клаузен Дж. 22, 163
 Ковалевский А.О. 19
 Ковалевский В.О. 19, 63, 81, 214, 238
 Козо-Полянский Б.М. 22, 195
 Колмогоров А.Н. 22, 89
 Колосова Л.Д. 185, 186
 Кольцов Н.К. 30, 32, 226
 Колчинский Э.И. 3
 Коп Э. 213
 Корабельников В.А. 65
 Коржинский С.И. 273
 Котт Х. 150—152
 Коффен Т. 191
 Красилов В.А. 203
 Крепе Е.М. 23
 Криволуцкий Д.А. 3
 Крик Ф. 23
 Курсанов Л.А. 73
 Кювье Ж. 12, 13, 229
 Лайель Ч. 15, 17
 Ламарк Ж.Б.П. 7, 13, 14, 27, 105, 162, 163, 233
 Ларина Н.И. 3
 Левин М.Г. 248
 Левенгук 11, 12
 Левонтин Р. 88
 Лейбниц Г.В. 11, 273
 Лем Ст. 94
 Лернер М. 22
 Ливанов Н.А. 23
 Линней К. 11, 12, 130, 162, 163, 233
 Ломоносов М.В. 12
 Лоренц К. 90, 189
 Лэк Д. 72
 Людвиг В. 141
 Мазер К. 22
 Майварт С. 26, 170
 Майнард Смит 203
 Майр Э. 22, 126, 127, 128, 143, 155, 163, 177, 203, 222
 МакАртур Р. 2, 258, 259
 МакМагон Дж. 255
 Малиновский А.А. 36
 Мальпиги М. 11, 12
 Мальтус Т. 130
 Марш О. 211
 Матвеев Б.С. 214
 Маттей Р. 274
 Матюшин Г.Н. 269
 Машковцев А.А. 190
 Медников Б.М. 3, 28, 45, 55, 56, 60, 115, 205, 215, 227, 239
 Межжерин В.А. 58
 Мейен С.В. 48, 268
 Мендель Г. 20
 Мензбир М.А. 23
 Меншуткин В.В. 205, 216
 Мечников И.И. 19
 Мина М.В. 90
 Мономах Владимир 9
 Мопертюи П. 12
 Морган Т.Г. 22
 Моррис Д. 245
 Морозов В. 42
 Музланов Ю.А. 135
 Мюллер Ф. 19, 153
 Мюнтцинг А.А. 85
 Насимович А.А. 125
 Негели К. 20
 Нилл Г. 137
 Новожинов Ю.И. 3, 122
 Ньютон И. 18
 Одум Ю. 42, 256

Оно С. 274
Опарин А.И. 41
Орбели Л.А. 23
Орлов Ю.А. 23
Осборн Г.Ф. 214
Остроумов С.А. 280
Оуэн Р. 20

Паабо 245
Паавер К.Л. 3
Павлов И.П. 281
Паллас П.С. 12
Парамонов А.А. 23, 77, 145
Пастер Л. 11
Паультон Е. 135
Пий XII 281
Питерсон Р. 62
Платон 10
Плиний 9
Полинг Л. 137
Поляков И.М. 75
Полянский Ю.И. 3, 22, 272
Пономаренко А.Г. 56, 277
Портман А. 145, 268
Правдин Ф.Н. 75, 76
Пузанов И.И. 23
Пьявченко Н.И. 36
Пэтау К. 141

Работнов Т.Н. 256, 257
Радищев А.Н. 12
Радкевич В.А. 37
Райт С. 22
Раменский Л.Г. 257
Раппопорт И.А. 278
Расницын А.П. 258
Ратнер В.А. 85, 86
Рауп Д. 208, 212, 225, 231, 234, 276
Раутиан А.С. 3, 257
Рафес П.М. 3
Рацл Д. 203
Реди Ф. 11
Рей Д. 11, 162, 163
Ренш Б. 22, 272
Ридли М. 66, 203
Рогинский Я.Я. 3, 242, 248
Розанова М.А. 22
Ромашов Д.Д. 22
Ромер А. 62, 73, 200
Росс Н. 173
Рулье К.Ф. 14
Рэфф Р. 191

Саули М. 278
Сваммердам Я. 12, 162
Светлов П.Г. 184
Свнрежев Ю.М. 114
Севейдж Д. 31

Северцов А.Н. 22, 181, 192, 193, 194, 202, 203,
213—221, 226, 227, 238, 243, 251, 252, 254
Северцов А.С. 109, 120, 133, 145
Северцов С.А. 132, 160
Семенов-Тянь-Шанский П.П. 81, 82
Семин О. 243
Сент-Илер Э.Ж. 12, 13
Сепкоски Дж. 212
Серебровский А.С. 73, 153
Сеченов И.М. 19
Симпсон Дж. 22, 64, 68, 200, 203, 205, 225, 227,
232, 260, 276
Синнот Э. 185
Синская Е.Н. 22
Сковрон Ст. 77
Скулачев В.П. 55
Соколов Б.С. 23
Сочава Б.Б. 257
Спасский Б. 190
Спенсер Г. 82, 162, 252
Спирин А.С. 35, 43
Старобогатов Я.И. 3
Стеббинс Г.Л. 22, 51, 137
Стегний В.Н. 242
Стенли Д. 208, 225, 231, 276
Стертевант А. 22
Строганов С.У. 202
Стэндли Ф. 203
Сукачев В.Н. 22, 23, 35, 36, 135, 147, 203, 257,
273
Сушкин П.П. 23, 212

Татаринов Л.П. 3, 23, 203, 212, 225, 231, 257
Тахтаджян А.Л. 3, 22, 44, 47, 188, 203, 222, 275
Тенсли А. 23, 35
Тесье Ж. 120
Тимирязев К.А. 19, 35
Тимофеев В.В. 136
Тимофеев-Ресовский Н.В. 3, 22, 31, 34, 35, 38,
96, 100, 109, 110, 111, 113, 114, 119, 120,
123, 124, 125, 130, 133, 135, 137, 143, 150,
153, 171, 174, 177, 188, 192, 203, 225
Теофраст 10
Тинберген Н. 90
Типпе О. 49
Толмачев А.И. 70
Том Р. 184
Тревиранус Л. 13
Трофимов Б.А. 3
Турессон Г. 22

Уайт М. 274
Удварди М. 79
Уильберфос 20
Уильсон Э. 258
Уолдингтон К. 156, 189, 190, 191, 209, 210, 274
Уоллес А. 17, 21, 82, 259, 263, 280
Уоллес Б. 105
Уотсон Дж. 23, 42
Уттер Ф. 88

Фаулер Ч. 255
Федотов Д.М. 22
Филипченко Ю.А. 96
Фишер Р.А. 22
Фокс Р. 41
Фолсом К. 41
Форд Е.Б. 22
Франц В. 230
Фрейд З. 245
Фриз Г. де 21, 23, 273
Фуллер К. 49

Хаксли Дж. 23, 81, 126, 214, 226, 228
Харди Г. 22, 102, 121, 123, 153
Хатчинсон Дж. 103
Херан И. 74, 199
Хиревич Е.А. 136
Хлопин Н.Г. 23
Холдейн Дж. 22, 223, 244, 265
Холм Р. 117, 138
Хохряков А.П. 58, 62, 277

Циммерман К. 111, 194
Цингер Н.В. 126, 139

Чайлахян М.Х. 185
Чезальпино А. 11
Чемберс Р. 14, 17

Четвериков С.С. 21, 22, 24, 100, 102, 109, 110,
118, 264

Шварц С.С. 23, 83
Шеннон К. 36
Шеппард Ф. 113
Шереметьев В.А. 249
Шиндewolf О. 273
Шишкин М.А. 203
Шмальгаузен И.И. 22, 36, 62—73, 81, 103, 119,
128, 183—185, 188—190, 195, 214, 215, 221,
272

Шпеман Г. 184
Шпирлих Д. 225
Шрб А. 105
Шрюсбери 22

Эйген М. 42
Эймер Т. 266
Элдридж Н. 274
Эмерсон С. 259
Эрлих П. 117, 138
Эшби У. 36

Юкес Т. 264
Юсуфов А.Г. 185

Яблоков А.В. 83, 84, 102, 225, 280

Оглавление

Предисловие	3
Введение	4

1

История развития эволюционных идей

Глава 1. Представления о развитии живой природы в додарвиновском периоде	8
---	----------

<i>1.1 Эволюционные идеи в древности. Средневековье и эпоха Возрождения</i>	<i>8</i>
---	----------

Идеи единства и развития природы в
Древнем мире (8). «Древний Рим»
(9). Средневековье (9). Биология в
эпоху Возрождения (10)

<i>1.2. Развитие эволюционных взглядов в XVIII в. и первой половине XIX в.</i>	<i>11</i>
--	-----------

Идеи эволюции в XVIII в. (11). Спор
Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера
(12)

Глава 2. Становление эволюционного учения	13
--	-----------

<i>2.1. Ж.Б. Ламарк и его учение</i>	<i>13</i>
--	-----------

<i>2.2. Оценка учения Ж.Б. Ламарка.</i>	<i>14</i>
---	-----------

<i>2.3. Непосредственные предшествен- ники Ч. Дарвина</i>	<i>14</i>
---	-----------

Глава 3. Возникновение дарвинизма	15
--	-----------

<i>3.1. Предпосылки возникновения дарви- низма</i>	<i>15</i>
--	-----------

<i>3.2. Основные положения теории есте- ственного отбора и ее оценка</i>	<i>18</i>
--	-----------

<i>3.3. Последующее развитие дарвинизма и его влияние на биологию</i>	<i>19</i>
---	-----------

Формирование классического дарви-
низма (19). Кризис классического
дарвинизма (20). Период синтеза ге-
нетики и классического дарвинизма
(21). Переход к популяционному
мышлению (22). Формирование син-
тетической теории эволюции. Разви-
тие эволюционной биологии (22).
Развитие экосистемного подхода (23).

Изучение молекулярных основ измен- чивости в эволюции (23). О современ- ной критике дарвинизма (24). Дарви- низм и креационизм сегодня (24)	
Вопросы	25

2

Органическая эволюция как объективный процесс

Глава 4. Организация жизни и ее ос- новные характеристики	28
--	-----------

<i>4.1. Основные свойства живого</i>	<i>28</i>
--	-----------

Пять аксиом теоретической биологии
(28). Дискретность и целостность
(28). Конвариантная редупликация
(29)

<i>4.2. Геохимическая роль жизни</i>	<i>30</i>
--	-----------

Геохимическая энергия жизни. Биоти-
ческий потенциал (30). Эволюция как
условие существования жизни. Давле-
ние жизни (30)

<i>4.3. Системность и организованность жизни</i>	<i>31</i>
--	-----------

Молекулярно-генетический уровень
(31). Онтогенетический уровень (33).
Популяционно-видовой уровень (34).
Биогеоценотический (экосистемный)
уровень (35)

<i>4.4. Единство жизни в биосферном кру- говороте</i>	<i>36</i>
---	-----------

Глава 5. Основные черты и этапы ис- тории жизни на Земле	37
---	-----------

<i>5.1. Предпосылки и этапы возникнове- ния жизни</i>	<i>38</i>
---	-----------

Химическая эволюция живого (38).
Начальные этапы биологического об-
мена (40). Другие гипотезы возникно-
вения жизни на Земле (41). Хираль-
ная чистота живого (42). Возникнове-
ние генетического кода (42)

5.2. Основные этапы эволюции растений и животных.	43
Основные пути эволюции растений (44). Основные пути эволюции животных (51)	

5.3. Основные этапы эволюции биосферы в целом.	55
--	----

Г л а в а 6. Доказательства и методы изучения эволюции.	59
---	----

6.1. Обоснование принципа эволюции данными различных наук.	59
--	----

6.2. Основные методы изучения эволюционного процесса.	62
---	----

Палеонтологические методы (62). Биogeографические методы (65). Морфологические методы (74). Эмбриологические методы (78). Методы систематики (81). Экологические методы (83). Генетические методы (84). Методы молекулярной биологии (85). Иммунологические методы (87). Биохимический полиморфизм (88). Методы моделирования эволюции (89). Другие методы изучения эволюции (90)	
---	--

6.3. Особенности изучения микро- и макроэволюции.	91
---	----

6.4. Необходимость комплексного подхода к изучению эволюции.	92
Вопросы.	94

3

Учение о микроэволюции

Г л а в а 7. Возникновение учения о микроэволюции. Популяция — элементарная единица эволюции.	96
---	----

7.1. Главная особенность изучения микроэволюции.	96
--	----

7.2. Понятие «популяция»	97
------------------------------------	----

7.3. Основные характеристики популяции как эколого-генетической системы.	98
--	----

Популяционный ареал (98). Численность особей в популяции (98). Динамика популяции (99). Возрастной состав популяции (100). Половой состав популяции (101). Основные морфофизиологические характеристики популяции (101). Генетическая гетерогенность популяции (102). Генетическое единство популяции (103). Экологическое единство популяции (103)	
---	--

7.4. Популяция — элементарная эволюционная единица.	103
---	-----

Г л а в а 8. Генетические основы эволюции.	104
--	-----

8.1. Изменчивость — свойство органической природы.	104
--	-----

Фенотипическая, генотипическая и паратипическая изменчивость (105)	
--	--

8.2. Мутации разных типов — элементарный эволюционный материал.	106
---	-----

Типы мутаций (107). Частота возникновения мутаций (108). Особенности проявления мутаций (108). Спектр мутантных признаков (109)	
---	--

8.3. Встречаемость мутаций в природных популяциях.	110
--	-----

8.4. Генетические процессы в популяциях.	112
--	-----

Частоты генов, генотипов и фенотипов (112). Внутрипопуляционный полиморфизм (113)	
---	--

8.5. Гомологическая изменчивость.	115
---	-----

Г л а в а 9. Элементарные факторы эволюции.	116
---	-----

9.1. Элементарное эволюционное явление — изменение генотипического состава популяции.	116
---	-----

9.2. Мутационный процесс как элементарный фактор эволюции.	117
--	-----

Генетическая комбинаторика (118). «Обезвреживание» мутаций в эволюции (118). Ненаправленность мутационного процесса (120). Значение мутационного процесса как элементарного эволюционного фактора (121)	
---	--

9.3. Популяционные волны как элементарный эволюционный фактор.	121
--	-----

Классификация популяционных волн (121). Эволюционное значение популяционных волн (122)	
--	--

9.4. Изоляция как элементарный эволюционный фактор.	123
---	-----

Классификация явлений изоляции (123). Значение изоляции в эволюции (128)	
--	--

Г л а в а 10. Естественный отбор — движущая и направляющая сила эволюции.	129
---	-----

10.1. Значение данных селекции для вскрытия механизма действия естественного отбора.	130
--	-----

10.2. Предпосылки естественного отбора.	130
---	-----

Гетерогенность особей (130). Прогрессия размножения (130). Борьба за существование (130)	
--	--

10.3. Определение понятия «естественный отбор»	132
--	-----

Объект отбора (132). Сфера действия естественного отбора (133)	
10.4. Примеры действия естественного отбора	134
10.5. Ведущая роль отбора в возникновении новых признаков	136
10.6. Эффективность и скорость действия естественного отбора	140
10.7. Основные формы естественного отбора	142
Стабилизирующий отбор (142). Движущий отбор (143). Дизруптивный отбор (144). Другие формы естественного отбора (144).	
10.8. Половой отбор	145
10.9. Индивидуальный и групповой отбор	146
10.10. Отбор у агамных форм	146
10.11. Творческая роль естественного отбора	147
10.12. Сходство и различие в действии естественного и искусственного отбора	147

Глава 11. Возникновение адаптаций — результат действия естественного отбора

11.1. Примеры адаптаций	149
Средства пассивной защиты (149). Приспособительная окраска (149). Предостерегающая окраска (151). Мимикрия (152). Сложные адаптации (154). Физиологические адаптации (156)	
11.2. Механизм возникновения адаптаций	157
11.3. Классификация адаптаций	158
Пути происхождения адаптаций (158). Адаптации в разных средах (159). Масштаб адаптаций (160)	
11.4. Относительный характер адаптаций	161
11.5. Методологическое значение решения проблемы органической целесообразности	161

Глава 12. Вид — основной этап эволюционного процесса

12.1. История развития концепции вида	163
12.2. Формулировка понятия «вид»	164
12.3. Критерии вида	164
Морфологические различия (164). Физиолого-биохимические различия (165). Географические различия (166). Генетическое единство — главный критерий вида. Целостность вида (166)	
12.4. Использование понятия «вид» у агамных и облигатно-партеногенетических форм и в палеонтологии	167

12.5. Структура вида	168
12.6. Вид — качественный этап эволюционного процесса	168

Глава 13. Видообразование — результат микроэволюции

13.1. Видообразование — источник возникновения многообразия в живой природе	170
13.2. Примеры видообразования	171
Видообразование в цепи подвидов больших чаек (171). Видообразование в группе австралийских мухоловок (172)	
13.3. Основные пути и способы видообразования	173
Аллопатрическое видообразование (173). Симпатрическое видообразование (173). Филетическое видообразование (175). Дивергентное видообразование (175). Гибридогенное видообразование (175).	
13.4. Принцип основателя и видообразование	176
Вопросы	178

4

Проблемы макроэволюции

Глава 14. Эволюция онтогенеза	180
14.1. Общие представления об онтогенезе разных организмов и специфика его эволюции	180
Особенности онтогенеза в разных группах (180). Продолжительность онтогенеза (182)	
14.2. Онтогенетическая дифференцировка	183
14.3. Целостность и устойчивость онтогенеза	183
Корреляции (184). Координации (185)	
14.4. Эмбрионизация онтогенеза	186
Неотения (188). Фетализация (189)	
14.5. Автономизация — главное направление эволюции онтогенеза	189
14.6. Онтогенез — основа филогенеза	192
Анаболия (192). Девиация (192). Архаллакис (193)	
14.7. Учение о рекапитуляции	194

Глава 15. Эволюция филогенетических групп

15.1. Первичные формы филогенеза	196
Филетическая эволюция (196). Дивергенция (197)	
15.2. Вторичные формы филогенеза	198

Конвергенция (198). Параллелизм (199)	
15.3. Главные направления эволюции .	199
Аллогенез (200). Арогенез (201)	
15.4. Происхождение иерархии филогенетических групп	204
15.5. Темпы эволюции групп	205
Проблема выбора критериев скорости эволюции (205). Темпы формообразования (206). Внезапное видообразование (206). Постепенное формообразование (208)	
15.6. Филогенетические реликты . . .	210
15.7. Вымирание групп и его причины	211
15.8. «Правила» эволюции групп . . .	212
Правило необратимости эволюции (212). Правило прогрессирующей специализации (213). Правило происхождения от неспециализированных предков (213). Правило адаптивной радиации (214). Правило чередования главных направлений эволюции (214). Правило усиления интеграции биологических систем (215)	
15.9. Моделирование филогенеза . . .	215
Г л а в а 16. Эволюция органов и функций	217
16.1. Две предпосылки филогенетических преобразований органов	217
Мультифункциональность органов (217). Количественные изменения функций (218)	
16.2. Способы преобразования органов и функций.	218
Усиление главной функции (218). Ослабление главной функции (218). Полимеризация органов (219). Олигомеризация органов и концентрация функций (219). Уменьшение числа функций (220). Увеличение числа функций (220). Разделение функций и органов (220). Смена функций (220)	
16.3. Взаимосвязь преобразования органов в филогенезе	221
Замещение органов и функций (221). Гетеробатмия (222). Компенсация (222)	
16.4. Темпы эволюции органов и функций.	223
Г л а в а 17. Эволюционный прогресс	225
17.1. Понятие прогресса и его критерии	226
17.2. Классификация явлений прогресса	226
Неограниченный прогресс (226). Биологический (экологический) прогресс (228). Групповой (ограниченный) про-	

гресс (229). Биотехнический (физико-механический) прогресс (230)	
17.3. Взаимосвязь разных направлений прогресса	231
Г л а в а 18. Антропогенез	233
18.1. Место человека в системе животного мира	233
Рамапитеки (234). Австралопитеки (235)	
18.2. Основные этапы эволюции рода <i>Ното</i>	236
Человек умелый (236). Архантропы (236). Неандертальцы (палеоантропы) (240)	
18.3. Факторы эволюции и прародина Человека разумного	242
Гипотеза широкого моноцентризма (242). Особенности ранней стадии эволюции Человека разумного (244). Основные этапы развития Человека разумного (245). Роль труда в процессе возникновения Человека разумного (246). Культурная эволюция (246)	
18.4. Дифференциация Человека разумного на расы	247
Доказательства единства рас (247). История формирования рас (248)	
18.5. Возможные пути эволюции человека в будущем	249
18.6. Критика социал-дарвинизма и расизма.	251
Г л а в а 19. Проблемы эволюции экосистем	253
19.1. Структура и устойчивость экосистем.	253
19.2. Изменения экосистем. Сопряженная эволюция разных видов (коэволюция).	254
Экологические сукцесии (254). Вековые сукцесии. Филогенез (256)	
19.3. Эволюция островных экосистем. Динамика видового состава экосистем.	258
19.4. Отбор экосистем.	259
19.5. Методы изучения эволюции экосистем.	259
Вопросы.	261

5

Проблемы и перспективы эволюционного учения

Г л а в а 20. Современные дискуссии в эволюционном учении	264
	309

20.1. Нейтрализм	264
20.2. Направленность и ограниченность эволюционного процесса	266
20.3. Монофилия и полифилия. Сетчатая эволюция	269
20.4. Проблема вида	271
20.5. Эволюция эволюционных механизмов	272
20.6. Соотношение микро- и макроэволюции	273
20.7. Современный сальтационизм.	273
Глава 21. Значение эволюционного учения	277

21.1. Значение эволюционного учения для охраны среды	277
21.2. Эволюционное учение и практика сельского хозяйства	279
21.3. Эволюционное учение — теоретическая основа развития биологии	280
21.4. Эволюционное учение и религия	281
Вопросы	282
Заключение	284
Рекомендуемая литература	285
Предметный указатель	288
Указатель названий организмов	295
Именной указатель	302

Учебное издание

Яблоков Алексей Владимирович, Юсуфов Абдулмалик Гасамутдинович

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

Редактор *Л.А. Савина*
Внешнее оформление *Ю.С. Сметанина*
Технический редактор *Л.А. Маркова*
Компьютерная верстка *Г.А. Шестакова*
Корректор *В.В. Кожуткина*

Лицензия № 06236 от 09.11.01.

Изд. № РЕНТ-134. Подп. в печать 12.07.06. Формат 70 × 100¹/₁₆.

Бум. офсетная. Гарнитура «Литературная». Печать офсетная.

Объем 25,35 усл. печ. л. 26,65 усл. кр.-отт.

Тираж 3000 экз. Зак. № 3011.

ФГУП «Издательство «Высшая школа», 127994, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14

Тел.: (495) 200-04-56. <http://www.v-shkola.ru> E-mail: info_vshkola@mail.ru

Отдел реализации: (495) 200-07-69, 200-31-47, факс: (495) 200-34-86
E-mail: sales_vshkola@mail.ru

Отпечатано в ОАО «Ивановская областная типография».
153008, г. Иваново, ул. Типографская, 6.
E-mail: 091-018@adminet.ivanovo.ru

ISBN 5-06-004584-6



9 785060 045840

ДЛЯ ЗАМЕТОК

А.В. Яблоков
А.Г. Юсуфов

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ

A detailed illustration of a nautilus shell, showing its characteristic spiral structure, positioned to the right of the title. Below the shell, a small, stylized fish is depicted swimming towards the left.

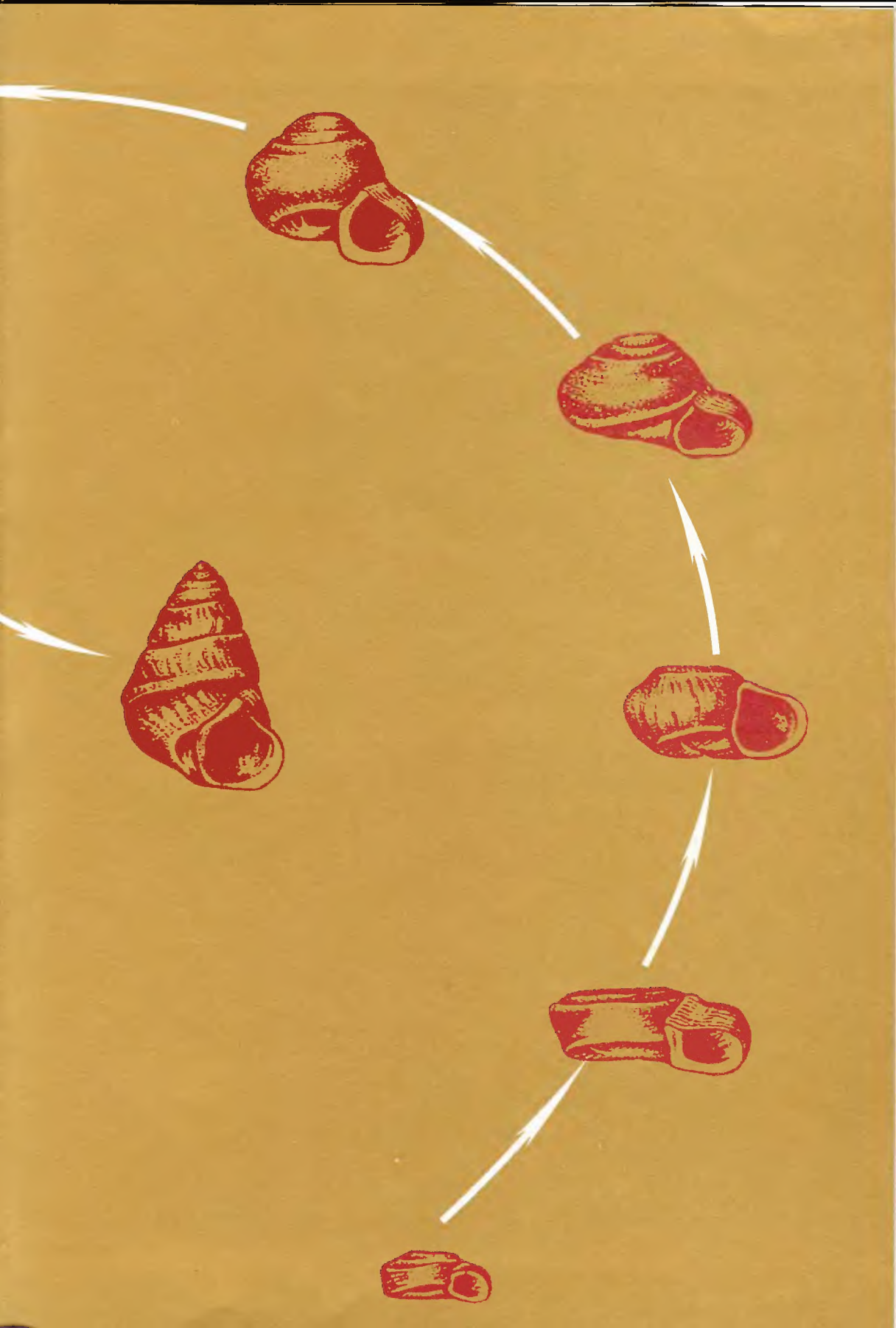
А.В. Яблоков
А.Г. Юсуфов

ЭВОЛЮЦИОННОЕ
УЧЕНИЕ





Последовательность ископаемых форм
верхнеплиоценовых моллюсков
рода *Sutaulus* из Штайнхайма (Вюртемберг).





2.



3.



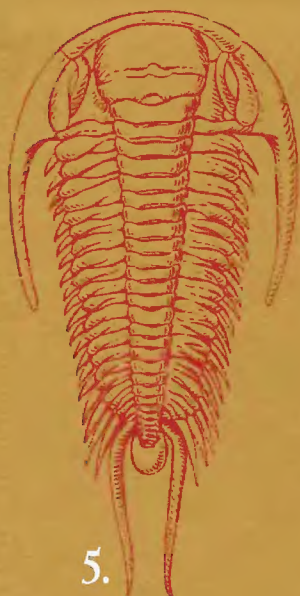
4.



1.

Фауна кембрия, ордовика и силура.

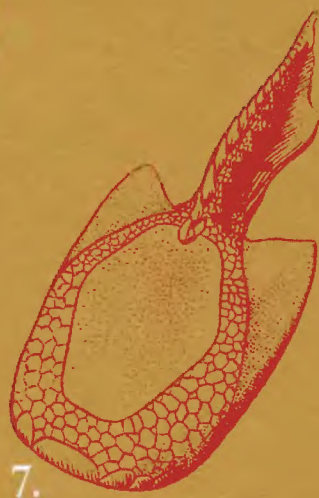
1—скелет археоциат; 2—древнейшее членистоногое—трилобит;
 3—скелет коралла; 4—раковина головоногого моллюска; 5—ракоскорпион;
 6—8—древнейшие позвоночные—бесчелюстные.



5.



6.



7.



8.

Гип. Оц. Московский дом книги
Яблоков Эволюционное
учение

553716

Цена: 409.00



20953920055371600010

